EPHEDRA CAMPYLOPODA MEY.

MORPHOLOGIE DER WEIBLICHEN BLÜTE UND BEFRUCHTUNGSVORGANG

VON

STEPHANIE HERZFELD

AUS DEM BOTANISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT WIEN

(MIT 12 TEXTFIGUREN UND 2 TAFELN)

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 8. JULI 1920

Einleitung.

Wettstein entdeckte 1906 in Dalmatien, daß die anscheinend männlichen Exemplare von *Ephedra campylopoda* Mey. tatsächlich zweigeschlechtige Infloreszenzen von folgendem Bau besitzen: »Sie bestanden aus 5 bis 7 Paaren von Deckblättern in dekussierter Stellung, von denen die des obersten Paares in den Achseln je eine weibliche Blüte trugen. Seltener war eine der beiden Blüten verkümmert oder ganz ausgefallen. Die Deckblätter der unteren 4 bis 6 Paare trugen in den Achseln je eine männliche Blüte. Dieselben zeigten den normalen, von Stapf beschriebenen Bau, besaßen also ein schwach zweilippiges, bündelloses »Perianth« und einen »Antherenträger« mit 6 bis 8 (meist 6) Antheren. Die beiden weiblichen Blüten waren von jenen der weiblichen Pflanze schon äußerlich wesentlich verschieden ..... Sie waren viel kürzer, nahezu eiförmig, auf der Innenseite abgeflacht und von braungelber bis goldgelber Farbe.«

Das Interesse, welches durch diese Entdeckung und die daran geknüpften phylogenetischen Erwägungen in unserem Institute für *Ephedra campylopoda* entstand, veranlaßte O. Porsch, Material zum Zweck von zytologischen Untersuchungen in Dalmatien zu sammeln, um so mehr, als Land inzwischen über die Befruchtung von *Ephedra trifurca* eine Arbeit publiziert hatte, die in Porsch die Vermutung entstehen ließ, daß hier ein Fall von »doppelter Befruchtung« vorliege. Der Weltkrieg hinderte Porsch an der Ausführung seines Planes, weshalb er mir 1917 die aus Czernowitz geretteten Präparate zur Bearbeitung sandte, wofür ich ihm meinen herzlichen Dank ausspreche. Leider waren es nur Blüten der androgynen Infloreszenzen, die ich von ihm erhielt; daher bat ich Dr. Knoll, der damals in einem Fort bei Cattaro in Garnison lag, nochmals Ephedrablüten nach meinen Angaben zu fixieren und einzusenden. Die Mühen und Gefahren, von denen die Erfüllung meiner Bitte begleitet waren, erhöhen meine Dankbarkeit.

Methode.

Schon seit einiger Zeit hatte ich Versuche gemacht, durch Steigerung des Eisessiggehaltes in der üblichen Mischung von Alkohol-Eisessig (3 : 1) eine annähernd völlige Ausschaltung von Gewebeschrumpfung zu erzielen. Dies scheint gelungen zu sein, wenn 2 Teile absoluten Alkohols mit 1 Teil Eisessig gemischt wurden und besonders, wenn man eine heiße Mischung verwendet. Ich gebe das Fixierungsgemisch auf das Wasserbad und werfe in die bereits erhitzte Flüssigkeit die Objekte, lasse sie zirka 10 Minuten (bei größeren und härteren Objekten bis 20 Minuten) in gleicher Wärme — d. h. einer Temperatur, die der eingetauchte Finger eben noch erträgt — dann belasse ich sie ebensolange in dem sich abkühlenden Gemisch und wasche sofort 6 Stunden lang in absolutem Alkohol, um sie nachher über Benzol in Paraffin zu überführen. Diese meine Fixierungsmethode wandte Dr. Knoll in Cattaro an, wobei nach meinen früheren Erfahrungen bei *Gymnospermen* die zwischen 10^h abends und 4^h morgens fixierten Blüten Teilungsstadien zeigten. Leider hatte sich die sehr stark verholzte Hülle um die älteren weiblichen Blüten als Hindernis für das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit herausgestellt; daher präparierte ich nachträglich die bloßen Nucelli mit ihrem Integument heraus und fixierte nochmals auf dieselbe Weise (eine Nachbehandlung nach längerem Liegen der Objekte in Alkohol wird — wenn auch mit etwas anderer Methode — schon seit einigen Jahren mit gutem Erfolg von Dr. Neumayr gemacht); es war erstaunlich zu sehen, wie die quellende Eigenschaft des Eisessigs auch in den schon fixierten Blüten nachträglich die Schrumpfung aufhob.

Da es sich um zytologische Fragen handelte, wurde als Färbemittel zumeist Eisenhämatoxylin angewendet.

Beschreibung.

Ephedra ist eine — mit Ausnahme von Australien — über alle Erdteile verbreitete Gattung. Sie ist in vielen Arten in den Steppen und Wüsten von Europa, Asien, Nordafrika und Amerika, aber auch im atlantischen Teil von Frankreich, in kleinen isolierten Arealen der Schweiz, in Südtirol, in Budapest, in den Ostkarpathen und in Sibirien zuhause. Alle Arten besitzen einen äußerst xerophilen Bau, der sich vor allem in der Versenkung der Schließzellen und in der Reduktion der Blätter äußert, die wie bei *Equisetaceen* schuppenförmig sind und 2 bis 3-wirtelig mit gemeinsamer Basis den Stengel umgeben.

Ephedra campylopoda Mey., eine Mediterranpflanze, ist strauch- bis baumförmig mit überhängenden Zweigen und wie alle *Ephedra*-Arten zweigeschlechtig.

A. Morphologie.

1. Beschreibung der normalen weiblichen Blüte.

Die weiblichen Blüten stehen in meist zweiblütigen Infloreszenzen. Wir sehen drei, manchmal vier nach oben an Größe zunehmende Brakteenpaare, die an der Basis verwachsen, streng dekussiert angeordnet sind und von denen in der Regel nur das oberste Paar fertil ist. Dieses oberste Paar von Brakteen trägt in den Achseln je eine Blüte; zwischen beiden Blüten ist in der Jugend der Vegetationskegel deutlich sichtbar, so daß wir die Infloreszenz als razemös bezeichnen müssen. Jede solche weibliche Blüte ist ein Ovulum mit zwei Hüllen. Zuinnerst sehen wir den Nuzellus, umgeben von einem Integument, das einschichtig, oben zweischichtig ist. Dieses Integument ist mit dem Nuzellus bis zu dessen Hälfte oder darüber hinaus verwachsen und erscheint oberhalb der Nuzelluskappe in eine lange Mikropylarröhre ausgezogen. Letztere ist oben an der adaxialen Seite gefördert und endigt in einen nach außen umgebogenen Lappen, wodurch die Mikropylaröffnung zu einer seitlichen wird. Diese Röhre spielt die Rolle eines Auffangapparates für den Pollen und eines Ausscheidungsorganes für den Pollinationstropfen, der — nach Porsch — stark zuckerhältig ist, vom Nuzellusscheitel produziert und

capillar durch die lange Röhre emporgehoben wird. Treppenförmig verdickte Zellen besorgen die Aussteifung.

Diese Mikropylarröhre ragt aus einer zweiten Hülle heraus, deren morphologische Deutung Schwierigkeiten bereitet. Ich mache den Versuch, das Problem zu lösen, indem ich vor allem die Entwicklungsgeschichte der Blüte darstelle.

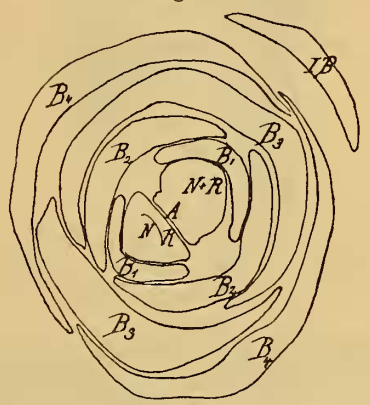
2. Entwicklungsgeschichte der normalen weiblichen Blüte.

Querschnitte durch eine Infloreszenz (Fig. 1 und 2), welche noch im Knospenzustand befindlich, zeigen in der Mitte den Vegetationskegel der Hauptachse (Rhachis), der schon so früh Degenerationserscheinungen aufweist, ferner in der Achsel der beiden fertilen Brakteen den Nuzellus von je einem Ovulum, an dem das dünnhäutige Integument noch nicht angelegt ist; zwischen Nuzellus und Rhachis

Fig. 1.

Querschnitt durch eine junge Infloreszenz; V = Vegetationskegel, R = Ringwulst, N = Nuzellus, B_1, B_2, B_3, B_4 = Brakteenpaare, die tiefer unten, an ihrer Basis, verwachsen sind.

Fig. 2.

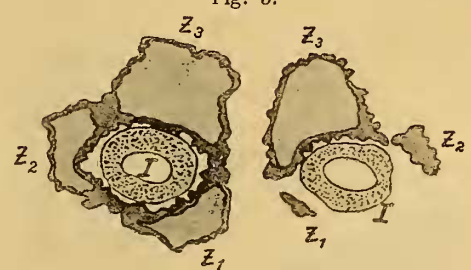


Querschnitt durch dieselbe Serie wie Fig. 1, aber tiefer unten; A = Achse der Infloreszenz, R = Ringwulst, N = Nuzellus, B_1, B_2, B_3, B_4 = Brakteenpaare, IB = Infloreszenzbraktee.

erblicken wir einen Wulst, der bei Durchsicht der Schnittserie sich als ein anscheinend schon völlig geschlossener Ringwulst erweist, der den Nuzellus an seiner Basis, an der Achse 2. Ordnung, umgibt. Der Ringwulst ist an der Rhachisseite bedeutend mächtiger entwickelt und wahrscheinlich an dieser zuerst angelegt.

Im Heranwachsen ist der Ringwulst nicht ganz gleichmäßig gefördert; wir sehen, daß er später ausgerandet wird und 1 bis 3 Zipfel trägt, die leicht Veranlassung zu der falschen Deutung geben, als sei diese Hülle aus mehreren, ursprünglich getrennten Anlagen entstanden, die später durch gemeinsames Heranwachsen der Basis vereinigt wurden (Fig. 3). Diese Erhebungen sind nur 5 bis 12 μ hoch und schon ihre geringe Größe, sowie ihre wechselnde Zahl und ihr verspätetes Auftreten spricht dagegen, ihnen Bedeutung beizulegen, um so mehr als — wie wir sehen werden — die modifizierte weibliche Blüte eine deutlich einzipflige Hülle besitzt.

Fig. 3.



Querschnitt durch eine etwas ältere Infloreszenz; der Ringwulst ist oben in 3 Zipfel ausgerandet (= Z_1, Z_2, Z_3), die in der rechten Blüte getrennt, in der linken bereits vereinigt getroffen wurden; die dunkleren Partien sind Cuticula; I = Integumentröhre.

Nun wird an der Basis des Nuzellus oberhalb des Ringwulstes, also später als dieser, das Integument als ursprünglich einschichtige, ringförmige Umhüllung angelegt (Fig. 4). Es wächst rascher als die ältere, äußere Hülle und verengt sich oberhalb des Nuzellus zu einer langen, geraden Mikropylarröhre (Fig. 5 und 6), welche innen eine Auskleidung durch die oben erwähnten treppenförmig getüpfelten Zellen erhält und dadurch zweischichtig wird (Fig. 7).

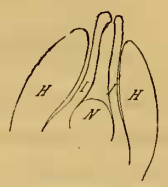
Die langsamer wachsende äußere Hülle schließt sich nahe der Basis der Mikropylarröhre durch außerordentlich dickwandige, vorgewölbte Zellen innig an diese an; wir werden hiedurch an die

Verschlußpapillen erinnert, welche die *Coniferen* entwickeln, und zwar sowohl auf den Fruchtschuppen an deren Berührungsstellen als auch im Innern der Mykropyle nach der Bestäubung (Fig. 8 und 9). In dieser Verschlußgegend der äußeren Hülle tritt bei *Ephedra* sehr früh intensive Verholzung ein, die ein Lospräparieren der Hülle bei der Vorbereitung zum Schneiden nötig macht.

Fig. 4.

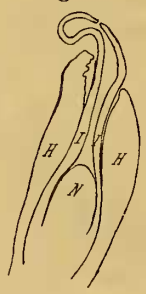
Längsschnitt durch eine Infloreszenz; V = Vegetationskegel, N = Nuzellus, I = Integument, H = Hülle, B = Brakteen, IB = Infloreszenzbraktee.

Fig. 5.



Längsschnitt durch eine junge Blüte; N = Nuzellus, I = Integument, H = äußere Hülle.

Fig. 6.



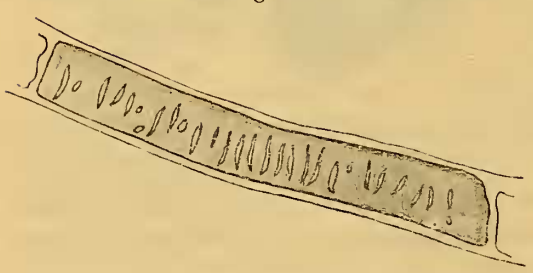
Längsschnitt durch eine junge Blüte; das Integument ist auf der adaxialen Seite gefördert, wodurch die Mikropylaröffnung von der Spitze auf die Seite verlegt wird; N = Nuzellus, I = Integument, H = äußere Hülle.

Querschnitte durch das heranwachsende Blütenpaar zeigen die Abplattung der äußeren Hüllen an der Berührungsfläche und die dadurch entstehende dreikantige Form; in den drei Kanten verlaufen Gefäßbündel (Fig. 10).

3. Beschreibung der modifizierten weiblichen Blüte.

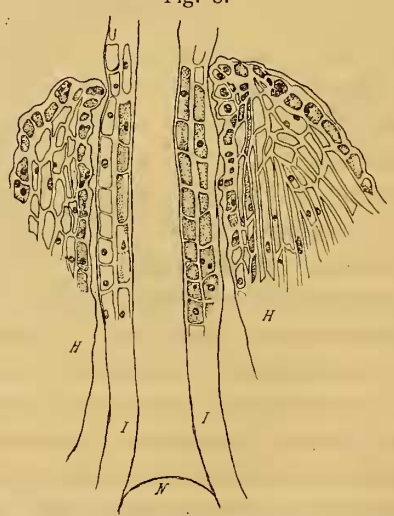
Sehr lehrreich für unsere Betrachtung ist der Vergleich mit der modifizierten weiblichen Blüte an der Spitze der androgynen Infloreszenz.

Fig. 7.



Treppenförmig getüpfelte Zelle an der Innenwand der Mikropylarröhre.

Fig. 8.



Längsschnitt; inniger Anschluß der Hülle mittels Verschlußpapillen an die Mikropylarröhre; N = Nuzellus, I = Integument, H = Hülle.

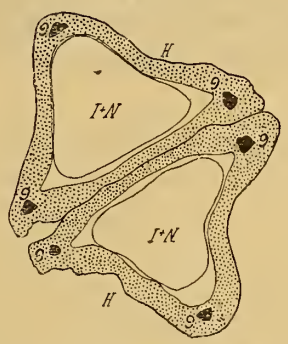
Bei ihnen konnte ich zwar so frühe Jugendstadien wie bei den normalen weiblichen nicht beobachten; aber hier erhält man auch an älteren Blüten von den Hüllen den Eindruck der einheitlichen

Anlage; wir sehen im oberen Teil an Querschnitten eine Einrollung, an Längsschnitten eine Einwärtskrümmung des zu einer Spitze ausgewachsenen Endteils, so daß wir uns diese Hülle als eine Düte denken müssen, deren Zipfel noch nach abwärts gebogen ist. Ist dieser ins Innere der Düte gefaltet, was oft geschieht, so findet eine Verklebung der Ränder mit dem aufwärts strebenden Teil der Hülle statt (Fig. 11).

Fig. 9.

Querschnitt durch den oberen Teil einer jungen Blüte; inniger Anschluß der Hülle an die Mikropylarröhre; I = Integument, H = Hülle, C = Cuticula und Verholzung.

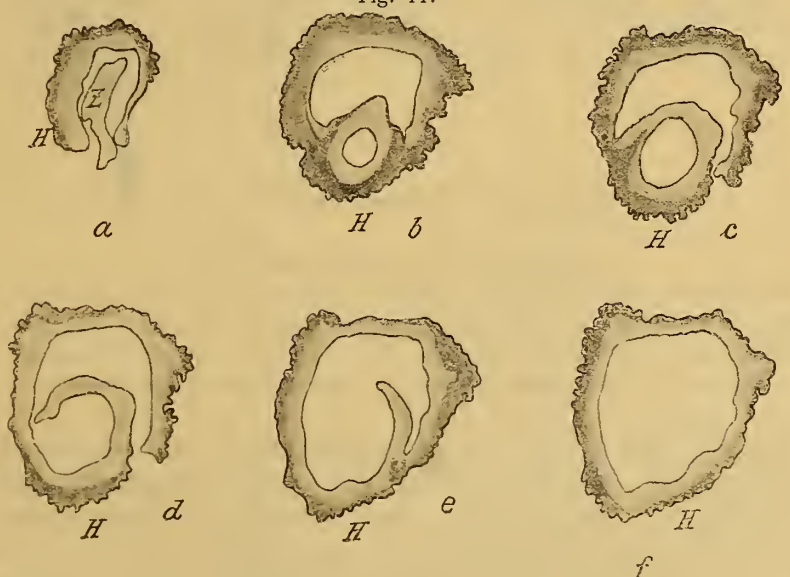
Fig. 10.



Querschnitt durch ein Blütenpaar; H = die durch Abplattung an der Rhachisseite dreikantig gewordene Hülle; G = Gefäßbündel; N = Nuzellus, an dieser Stelle noch mit dem Integument (= I) verwachsen.

Diese sonderbare Umbildung im obersten Teil der Hülle wirkt als Hemmnis auf die Mikropylarröhre; wir sehen sie die mannigfachsten Krümmungen und Windungen im Innern der so fest verschlossenen Hülle machen, ohne diese verlassen zu können (Fig. 12 *a*). Die kräftigen Aussteifungen im Innern der Mykropyie sind vielleicht im Zusammenhang mit dieser Zwangskrümmung (Fig. 12 *b*).

Fig. 11.



Querschnitt *(a—f)* durch die Hülle *(H)* einer modifizierten weiblichen Blüte, die Einrollung in der Horizontalebene zeigend; in *a* ist in der Mitte der eingekrümmte Zipfel *(Z)* der Länge nach getroffen.

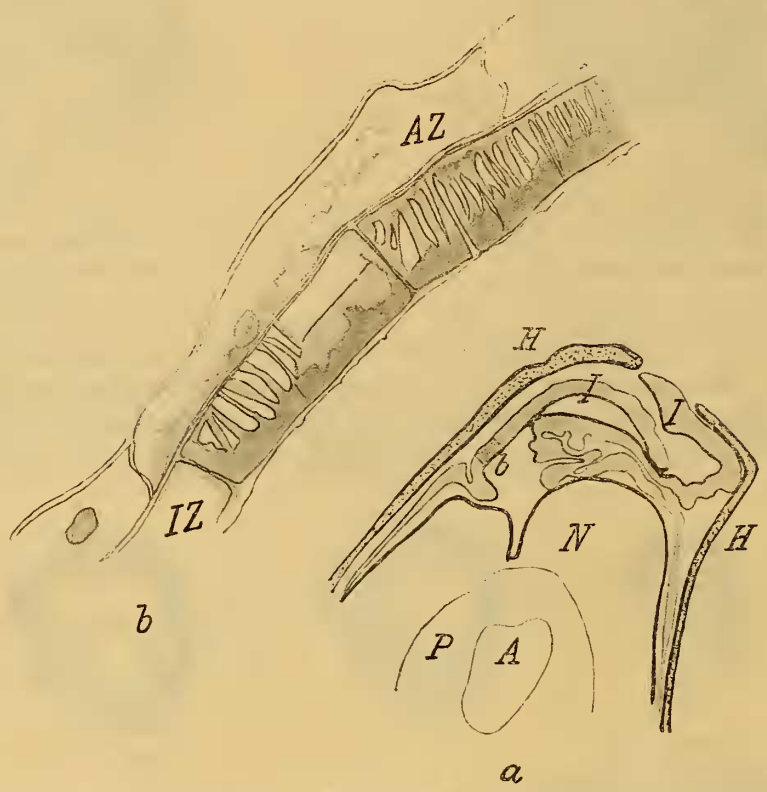
Diese Hemmnisbildung kann nur dadurch entstanden sein, daß hier die Hülle im Wachstum dem Integument vorauseilt, während sie bei der normalen weiblichen Blüte hinter jenem zurückbleibt.

Erst unmittelbar vor der Anthese gelingt es der Mikropyle, die Hülle entzwei zu zwängen und sich ein wenig ins Freie zu erheben, ohne je die tadellos gerade Haltung des gleichen Organs ihrer bevorzugten Schwester annehmen zu können.

4. Kritische Betrachtung der üblichen Deutungen.

Häufig finden wir die äußere Hülle als ein Gebilde gedeutet, das aus Blättchen zusammengesetzt ist, und wird bei der Beweisführung dem Verlauf der Gefäßbündel eine große Wichtigkeit beigemessen. Beim Vergleich der beiden Arten von weiblichen Blüten sehen wir, daß die modifizierte weibliche Blüte zugleich mit der 3. Kante — auf dem Rücken des Ovulums — das 3. Gefäßbündel eingebüßt hat. Dieser Umstand macht uns schon bedenklich, den Gefäßbündelverlauf zur Deutung heranzuziehen. Unsere Bedenken wachsen, wenn wir hören, daß verschiedene Forscher, die nur die normale weibliche Blüte untersuchten, auf Grund der gleichen Ergebnisse bei der Betrachtung des Leitungssystems zu entgegengesetzten Deutungen kamen; so sieht Strasburger (bis 1879) in der Hülle die Verwachsung zweier transversal zur Braktee gestellter Blättchen, Van Tieghem die Vereinigung zweier tangential orientierter Blättchen, während Lignier einen Wirtel von 3 Blättern annahm.

Fig. 12*a* und *b*.



a Längsschnitt durch eine modifizierte weibliche Blüte; *H* = Hülle, *I* = Integument, vielfach gewunden; *N* = Nuzellus; *P* = Prothallium; *A* = Archegonium. *b*: Das mit *b* in der Figur *a* bezeichnete Stück der Integumentröhre stark vergrößert; *AZ* = äußere Zellreihe, *IZ* = innere Zellreihe, aus treppenförmig getüpfelten Zellen bestehend. In Fig. *a* bezeichnet eine stark ausgezogene Linie an der Innenseite des Integuments, wo sich diese Zellen vorfinden.

Ebensowenig wie aus dem Verlauf der Gefäßbündel kann man aus der Zahl der Zipfel am Rand der Hülle Schlüsse auf die Zusammensetzung des Gebildes aus Blättern ziehen. Land sah bei *Ephedra trifurca* die Hülle in 4 Zipfel endigen, was wohl damit zusammenhängt, daß die verarmte Infloreszenz nur ein Ovulum hat, das eine schwach vierkantige Hülle mit je einem Gefäßbündel in jeder Kante ausbildet; vermutlich wurde oberhalb der Endigungen dieser Bündel das Gewebe im Wachstum gefördert, so daß schwache Erhebungen entstanden. Keinesfalls halte ich es für richtig, hieraus auf die Anlage der *Ephedra*-Hülle aus 4 Blättchen schließen zu wollen. Bei manchen *Ephedra*-Arten sehen wir auch die Mikropyle ausgerandet; sollen wir daraus auch Rückschlüsse auf die Anlage des Integuments aus mehreren Blättchen ziehen?

Wir sehen hier in Bezug auf die Zahl der Blättchen, welche dieser Hülle den Ursprung verliehen haben sollen, Differenzen obwalten. Aber die ringförmige Entstehung dieses Gebildes sowie seine frühe Verholzung machen es mir klar, daß wir es überhaupt nicht mit Blättern zu tun haben, um so mehr,

wenn wir *Gnetum* und *Welwitschia* vergleichend heranziehen. Auch Mary Thoday und E. Berridge sind zu demselben Schluß gelangt; sie sagen: »The remarkable distinct resemblance in the structure of their „outer integuments" between the three members of the Gnetelian alliance, their leaves being so different, is alone a striking fact and suggests, that the coverings of the ovule are independant structures, less plastic than the leaves.« Sie finden, es wäre am besten, wegen des »problematischen Ursprungs« den Ausdruck »Integument« zu wählen.

Damit kann ich mich aber nicht einverstanden erklären. Unter »Integument« verstehen wir nicht nur eine Umhüllung des Nuzellus schlechtweg, sondern innig zum Nuzellus Gehöriges, auf ihm Entstehendes, nicht aber eine Bildung, die unterhalb des Nuzellus nach dessen Ausbildung entstanden und herangewachsen ist. Diese Vorstellung wird verstärkt, wenn wir abnorme Blüten betrachten.

5. Teratologisches.

Ich fand an der Spitze einer Infloreszenz eine normale weibliche Blüte in ihrer normalen dreikantigen Hülle und ihr gegenüber eine Hülle, die an der abgeflachten Seite offen und etwas eingerollt war; sie enthielt 2 Ovula, jedes mit einem Nuzellus und einem Integument.

In einem zweiten Fall hatten zwei Ovula eine normale, dreikantige, geschlossene Hülle ebenfalls gemeinsam. Es kann also vorkommen, daß zwei Blüten mit je einem Integument in dieser gemeinsamen Hülle stecken können, das spricht gegen die Auffassung, letztere sei ein zweites Integument.

Aber wie sollen wir diese Hülle deuten, wenn sie weder ein Blattgebilde noch ein Integument ist?

6. Deutung.

Die Entstehung eines Ringwulstes zwischen Ovulum und Braktee, das Heranwachsen desselben aus der Achse jüngster Odnung nach Ausbildung des Ovulums, die frühe Verholzung als Ausdruck der intensiven Schutzfunktion für das Ovulum: all dies macht es mir wahrscheinlich, daß wir es mit einer Bildung zu tun haben, die der aktinomorphen Fruchtschuppe der *Taxaceen* homolog ist, zu denen *Ephedra* sicher in entfernt verwandtschaftlichen Beziehungen steht. Ich möchte daher auch diese äußere Hülle des Ovulums Fruchtschuppe nennen, woraus für die Braktee der Ausdruck Deckschuppe resultiert, sei sie in der Fruchtreife trockenhäutig, wie bei den Arten der Sektion *Alatae,* oder fleischig, wie bei den *Pseudobaccatae.*

B. Befruchtungsvorgang.

I. Der weibliche Gametophyt.

1. Die Tetrade.

Sehr früh, schon wenn die vom Integument freie Nuzelluskappe nur wenige Zellreihen hoch ist, wird subepidermal in der Einzahl die Makrosporenmutterzelle angelegt. Von den vorbereitenden Stadien der Reduktionsteilung konnte ich die Sinapsis beobachten (Taf. I, Fig. 2). In einem Präparat sah ich die eben vollendete heterotypische Teilung (Taf. I, Fig. 1), in einem anderen das Resultat des zweiten Teilungsschrittes (Taf. I, Fig. 3). Von den vier Makrosporen entwickelt sich nur die unterste weiter, während die drei oberen bald degenerieren; gleichzeitig beobachten wir, daß die Teilungsebene der beiden obersten Zellen um 90° zu jener der beiden unteren gedreht sein kann, während die vorige Figur nur parallele Teilungsrichtungen zeigt (Taf. I, Fig. 8). Durch lebhafte Zellteilung im Nuzellus oberhalb der Tetrade ist diese indessen in die Tiefe gedrängt.

2. Das Prothallium.

Die unterste der vier Makrosporen, die dem Nahrungsstrom zunächst liegt und daher im Vergleich mit den Schwesterzellen die günstigste Position hat, entwickelt sich — möglicherweise eben deshalb —

als einzige Spore zum Prothallium. Ein einzigesmal konnte die Anlage von drei Prothallien beobachtet werden; sie strahlten wie die Fiedern eines Trifoliumblattes von einem Punkt aus und machten den Eindruck, als ob die drei Makrosporen, aus denen sie entsprangen, nicht über-, sondern nebeneinander gelegen wären. Nur eines der drei Prothallien sah lebenskräftig aus.

Die Heranbildung des Prothalliums geht in der bei *Gymnospermen* stets beobachteten Weise vor sich. Es entsteht in der Makrospore um eine große zentrale Vakuole herum ein protoplasmatischer Wandbelag; in diesem liegen die Kerne, welche sich äußerst rasch teilen, ohne daß es zur Wandbildung zwischen ihnen kommt; wir sehen ein Beispiel freier Zellbildung (Taf. I, Fig. 7). Anfangs vermehren sich die Kerne so, daß sie eine einschichtige Kugelschale um die Vakuole bilden; ihre Zahl nimmt aber so rapid zu, daß der Plasmabelag mit den Kernen sich bald in das Innere des Raumes in Falten hineinlegen muß und diesen schließlich gänzlich ausfüllt (Taf. I, Fig. 9, 6, 17). Indessen war die alte Makrosporenwand längst zerrissen und sind die umgebenden Nuzelluszellen durch den Druck vom Zentrum nach außen in immer wachsender Anzahl zerdrückt worden; anscheinend wird der Inhalt dieser degenerierenden Umgebungszellen vom lebhaft wachsenden Prothallium verbraucht (Taf. I, Fig. 17).

Ist der ganze dem Prothallium zur Verfügung stehende Innenraum erfüllt, so beginnt simultan die Wandbildung zwischen den Zellen, und zwar zuerst in radiärer Bildung — die sogenannte Alvolenbildung — dann erst im Winkel zu diesen Radialwänden; Taf. I, Fig. 11, 14, 15 *a* und 16 zeigt die noch vor sich gehende Wandbildung. Beim Zusammenschluß des Prothalliums fallen in der unteren Hälfte die Zellen, welche in der Mediane liegen, durch ihre Längsstreckung auf; sie dienen wohl Leitungszwecken.

3. Das Archegonium.

Schon während der Zusammenschluß des Prothalliums zu einem lückenlosen Gewebe erfolgt, beginnt in der obersten Zellschichte desselben eine lebhafte Tätigkeit; die Kerne rücken an den oberen Rand des Prothalliums heran und zahlreiche Spindeln, fast alle in der Richtung der Mediane orientiert, treten auf (Taf. I, Fig. 16). Deutlich kann man die Chromosomen im Gametophyt zählen — es sind sechs, die auf jede Hälfte der Teilungsspindel entfallen; einmal sah ich deren sieben (Taf. I, Fig. 15 *a* und *b*). Durch einen glücklichen Zufall konnte ich im selben Präparat im umgebenden Nuzellus, also im Sporophyt, die doppelte Chromosomenzahl feststellen, zwölf für jeden Tochterkern (Taf. I, Fig. 13 *a* und *b*).

Die Zellen in den zwei obersten Schichten des Prothalliums sind anfangs alle sehr plasmareich, besitzen gleich große Kerne und sind nicht sichtlich differenziert; man kann annehmen, daß jede von ihnen die Fähigkeit besitzt, zur Initialzelle eines Archegoniums zu werden; sicherlich spielt hier wieder die Lage zur Nahrungsquelle eine Rolle und sehen wir deshalb nur zentral gelegene Zellen zu Archegonien auswachsen.

Es ist interessant, daß bei *Ephedra* sich die Archegoninitialen schon zu differenzieren beginnen, während das Prothallium seine Ausbildung noch nicht vollendet hat, wie es Ferguson auch für *Pinus Strobus* beschreibt.

Die Zahl der Archegonien ist meistens zwei bis drei, doch sah ich in Grenzfällen eine bis sechs.

Außerordentlich interessant ist die Ontogenese eines Archegoniums. Eine solche Initialzelle (Taf. I, Fig. 22) teilt sich durch eine Querwand in eine obere Zelle, welche als Mutterzelle der Halskanalzellen funktioniert, und in eine untere Zelle, die Eizelle; beide zeichnen sich durch Plasmareichtum und die Größe ihrer Kerne aus. Die Eizelle wächst rasch, ohne sich zu teilen, durch gleitendes Wachstum, so daß bald zwei bis drei Nachbarzellen seitlich an sie grenzen; diese sind die Mutterzellen der Deckschicht.

Die Breite der Eizelle entspricht längere Zeit jener ihrer Schwesterzelle. Die einschließenden Nachbarn der letzteren sind die Initialzellen der Halswand. Halswand-, Halskanal- und Deckschichtzellen teilen sich jetzt und wachsen heran (Taf. I, Fig. 23).

Es ist nun sehr wichtig festzustellen, daß Karyokinese einwandfrei sowohl in der Deckschicht wie in den Halswandzellen beobachtet werden konnte (Taf. I, Fig. 20 und 23) — eine Tatsache, deren Bedeutung im weiteren Verlauf dieser Besprechung klar werden wird.

Beim Heranwachsen der Eizellen und Deckschichtzellen wird deren Plasma locker und nimmt eine vakuolenreiche Struktur an, wie sie in der Regel nur Eizellen besitzen, wodurch sie sich vor den Nachbarzellen im Prothallium auszeichnen.

4. Entstehung der Pollenkammer durch Kernwanderung im Nuzellus.

Sowie das Prothallium die ersten Kernteilungen aufweist, sehen wir am oberen Ende des Nuzellus in seiner Mediane das dichte Plasma und die großen Kerne der meristematisch aussehenden Zellen in eine befremdende Bewegung geraten. Die Kerne drängen sich zunächst an die Zellwände in Richtungen, die von der zu oberst zentral gelegenen Zelle strahlenförmig nach außen und abwärts führen; alle Präparate aus dieser Jugendepoche zeigen mehr oder minder deutlich, wie die Kerne hernach durch die Zellwände hindurchschlüpfen (Taf. I, Fig. 4, 5 und 10), erst einen Zipfel voraussendend, in der neuen Zelle sich ausdehnen und eine Einschnürung in der Zellwand zeigen — was auf die Kleinheit der Öffnung in der Wand schließen läßt — bis sie schließlich nur mehr mit einem Endchen in der alten Zelle hängen, die sich allmählich gänzlich entleert. Immer größer wird die Zahl der leer gewordenen Zellen am Apex des Nuzellus, immer größer auch die Zahl der zweikernig gewordenen, plasmaüberfüllten Nachbarzellen. In den entleerten Zellen degenerieren begreiflicherweise nach und nach die Zellwände und sind stellenweise noch in Fetzen sichtbar (Taf. I, Fig. 25). Die dadurch entstehende Öffnung am oberen Nuzellusende wächst, bis sie das Prothallium erreicht — die Pollenkammer ist vollendet.

Wie können wir uns diesen sonderbaren Vorgang erklären?

Das zeitliche Zusammentreffen der ersten Anfänge des Prothalliums mit den ersten Auswanderungen im Nuzellus gibt vielleicht einen Fingerzeig. Bis zur Bildung der Tetrade waren die zentral an der Nuzelluskappe gelegenen Partien die von unten auf am besten ernährten. Mit der Einschiebung des wachsenden Prothalliums, mit der Zerdrückung und Desorganisierung der Umgebungszellen wurde dieses best ernährte Gewebe plötzlich von seinem natürlichen Nahrungsstrom ausgeschaltet. Das Prothallium und die tiefer gelegenen Schichten des Nuzellus sind die Stätten lebhaftester Tätigkeit, größten osmotischen Druckes. Rein physikalisch müßten wir eine Abwanderung vom höheren zum verminderten Druck erwarten. Sehen wir die entgegengesetzte Wirkung, so haben wir hiefür keine Erklärung, aber ein Wort: wir sprechen von einem Reiz. Welcher Art derselbe ist, vermag ich nicht zu sagen; aber er ist sicher vorhanden; Plasma und Kerne bewegen sich dem Ort stärksten Wachstums entgegen.

Die Zellen, welche die fertige Pollenkammer begrenzen (Taf. II, Fig. 37), zeigen in ihren Kernen eine auffällige Veränderung. Sie sind sehr intensiv anfärbbar und lassen keinerlei Differenzierung in chromatischer Hinsicht erkennen. Ikeno deutet das als einen Kondensationsvorgang und Vorbereitung für Substanzabgabe. Dies mag wohl mit der Produktion von zuckerhältiger Flüssigkeit für den Bestäubungstropfen im Zusammenhang sein.

5. Kernwanderung im Prothallium und im Archegonium.

Sowie wir im Nuzellus zur Zeit der gesteigerten Tätigkeit des wachsenden Prothalliums eine Kernwanderung in der Richtung auf dieses zu beobachten konnten, sehen wir dieselbe höchst merkwürdige Erscheinung im Prothallium selbst eintreten, sowie die Archegonien ihr Wachstum aufnehmen. Wir sehen, wie aus den umgebenden Prothallialzellen Kerne in die Deckschicht hineinschlüpfen (Taf. I, Fig. 28) und diese zwei- oder mehrkernig machen. Hiemit soll aber nicht behauptet werden, daß jede Deckschichtzelle ihre Zweikernigkeit durch Einwanderung erhält; vielmehr ist es wahrscheinlich, daß daneben noch Karyokinese und Unterbleiben von Zellwandbildung stattfindet.

Wir sehen nun von den äußeren Deckschichtzellen Kerne in die inneren oder benachbarten Zellen wandern (Taf. I, Fig 24), ja, auch Einwanderung in die Eizelle konnte direkt beobachtet werden (Taf. I, Fig. 19) — in einer Schnittserie konnten in der Eizelle 19 Kerne gezählt werden. Während die Kerne aus dem Prothallium in das Archegonium strömen, werden die entkernten Zellen auch plasmaleer und desorganisierte Kerne pressen sich an die den Archegonien zugekehrten Wände (Taf. I, Fig. 23, 24, 28), so daß man schließlich den Eindruck erhält, als saugten die Eizellen die nähere und fernere Umgebung

aus, als würde Nahrstoff herbeigeschafft, wo immer derselbe zu haben sei. So werden von außen erst die Deckschichtzellen ernährt; die Kerne, deren dort 2 bis 3 zu sehen sind, verschmelzen zu einem Riesenkern inmitten eines dichten, strahligen Plasmas, wie wir es bei Eikernverschmelzungen kennen (Taf. I, Fig. 23, 24, Taf. II, Fig. 32, 33); diese wohlgenährten Deckschichtzellen liefern vermutlich der Eizelle Nahrstoff durch die Zellhaut auch in jenen Fällen, wo sie nicht Kerne hindurchsenden. So deutet Chamberlain die Kommunikation zwischen Eizelle und Deckschicht von *Dioon* in Form von zytoplasmatischen Haustorien, ebenso Ikeno für *Cycas* und zahlreiche andere Gametophytenforscher für verschiedene *Gymnospermen.*

Einige Forscher deuten die merkwürdigen Bilder, welche die Deckschicht liefert und die mir als Verschmelzungsvorgänge von zwei oder mehr Kernen erscheinen, als Resultat von amitotischer Teilung. Da ich echte Karyokinese sowohl im Nuzellus als auch in der Deckschicht und im Archegonhals sah (Sigrianski konnte solche nie finden), und da ich — im Gegensatz zu Berridge und Sandey — zweierlei Teilungsmethoden für eine Kernkategorie für unwahrscheinlich halte, bleiben für diese Bilder nur Fusionen als Erklärung, um so mehr als die strahlige Kinoplasmazone auf einen Verschmelzungsvorgang hindeutet.

Die ernährungsphysiologische Bedeutung solcher Kernverschmelzungen betont Jahn, indem er in seinen *Myxomyceten*-Studien sagt: »Zahlreiche, zunächst gleichberechtigte Kerne . . . . müssen . . . für vegetative Zwecke geopfert werden«.

Sehr interessant war mir die Beobachtung, die Land bei *Ephedra trifurca* in den Mikrosporangien machte. Dort scheinen die Tapetenzellen eine ähnliche Rolle zu spielen, wie die Deckschicht im Archegon. Wenn die Mikrosporenmutterzellen die Tetrade gebildet haben, sind die Tapetenzellen sehr plasmareich geworden, während die Wandzellen ohne Spur von Zytoplasma sind; gleichzeitig wurden sie zwei- bis mehrkernig (nach Land's Auffassung durch amitotische Teilung), enorm vergrößert und vakuolisiert; »bald nachher werden sie abgeplattet und verschwinden« . . . das heißt wohl, ihr Inhalt wird von den lebhaft arbeitenden Mikrosporen verdaut. Winkler schildert in seiner Arbeit »Über Parthenogenesis bei *Wickströmia indica*« Ähnliches in den Tapetenzellen der Antheren, die zur Zeit der Tetradenbildung stets 2 bis 6 Kerne enthalten oder einen abnorm großen, »der wohl ohne Zweifel der Verschmelzung mehrerer Teilkerne zu einem sein großes Volumen verdankt.« Die Teilung desselben geschieht stets karyokinetisch. Während der Tetradenteilung verlieren die Tapetenzellen ihren dichten Inhalt, »augenscheinlich durch aktive Sekretion in den Innenraum des Mikrosporangiums hinein«.

Das Übertreten von Kernen aus einer Zelle in die benachbarten wurde schon mehrmals früher beobachtet; so von Hirasé 1895 bei *Ginkgo*; Ikeno sah 1898 bei *Cycas revoluta* nur Granula in die Eizelle übertreten; 1900 beschreibt Arnoldi bei *Pinus Cembra, P. Peuce* und *P. montana,* sowie bei *Abies sibirica* und *Dammara australis* Kernübertritte; 1901 publiziert Miehe seine Experimente »Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns«, die ihn schon vermuten lassen, daß Turgorschwankungen bei solchen Vorgängen eine Rolle spielen. Zwar erklären 1906 Stopes und Fuji diese merkwürdigen Erscheinungen für unmöglich, weil die Tüpfel in der Wand der Eizelle durch Haut verschlossen seien; aber Kershaw sieht 1912 bei *Bowenia* diese Haut nicht, da haustorienähnliche Stränge von der Eizelle in die Deckschicht ziehen — wie es Ikeno auch für *Cycas* beschrieb. Auch Němec hat 1910 in seiner Arbeit »Über die Befruchtungsvorgänge und ähnliche zytologische Fragen« abermals bewiesen, daß die Auswanderung eines Kernes aus seiner Zelle in die Umgebung in gewissen Fällen vorkommt, und Winkler gründet auf solche Kernauswanderung und Verschmelzung seine Theorie der Entstehung von Gigasformen mit doppelter Chromosomenzahl bei Pfropfbastarden.

Hier, bei *Ephedra campylopoda,* ist die Kernwanderung eine physiologische Einrichtung, die mit bestimmten Wachstums- und Ernährungserscheinungen in zeitlichem, wahrscheinlich auch in kausalem Zusammenhang steht und in solchem Ausmaß noch bei keiner Pflanze beobachtet wurde.

6. Der Zentralkern im Ruhezustand.

Während das Archegonium zu seiner vollen Größe heranwächst, ist die Ausbildung der Pollenkammer bis zum Prothallium herunter vollendet, wodurch das obere Ende des Halses freigelegt wird. Vielleicht hängt damit die ungewöhnliche Streckung dieses Organs zusammen, welche die Versenkung

der Eizelle in den schützenden Nuzellus bewirkt; der Hals erreicht $^1/_2$ bis $^1/_3$ der Länge der Eizelle (Taf. II, Fig. 31). Der Kanal ist deutlich ausgebildet und unmittelbar über der Eizelle verbreitert; er besteht aus zahlreichen kleinen Zellen, deren Kerne frühzeitig das Kondensationsphänomen zeigen (Taf. II, Fig. 32).

Die Eizelle selbst sehen wir von einem außerordentlich vakuolisierten Plasma erfüllt. Die Vakuolenbildung dürfte wohl eine Wachstumserscheinung des Zytoplasmas sein, das in seiner Vergrößerung mit jener der Zellwand nicht Schritt zu halten scheint, außerdem ein Resultat der sekretorischen Tätigkeit, da sich die entstehenden Höhlungen mit Zellsaft füllen (Taf. I, Fig. 23, 24, 27, 29, 30).

Der Kern der Eizelle, vor seiner Teilung als Zentralkern bezeichnet, liegt lange unverändert im oberen Ende derselben, der Wand innig angepreßt, und ist in diesem Stadium vollkommen kugelförmig; man kann deutlich seine Haut, den großen Nucleolus, Lininfäden, und die im Ruhezustand im Kern verteilten Prochromosomen sehen (Taf. I, Fig. 21).

Dann erhält der Nucleolus selbst 2 Vakuolen, auch im Zentralkern tritt eine große Vakuole auf, die Gestalt des Kerns wird unregelmäßig: es beginnt die Vorbereitung zur Teilung.

7. Auflösung der Kernhaut.

Zunächst sehen wir unterhalb des Zentralkerns eine Ansammlung von dichtem Plasma; dieses spielt eine Rolle beim Sinken des Kerns in die Tiefe, dürfte aber auch ernährungsphysiologischen Zwecken dienen (Taf. I, Fig. 26, Taf. II, Fig. 31).

Nun wächst die Eizelle nach aufwärts zwischen die kleinen Zellen des untersten Teiles des Halskanals, diese auseinander drängend (Taf. I, Fig. 29). Gleichzeitig sehen wir die Kernhaut des Zentralkerns vollständig in Lösung gehen, die Kernsubstanz selbst mischt sich in zunehmendem Maße mit dem Zytoplasma, was wir allerdings nur aus Färbungserscheinungen erschließen können. Die Bilder, deren zahlreiche gesehen wurden — von zirka 150 Zentralkernpräparaten mit durchschnittlich je 3 Archegonien waren mehr als $^2/_3$ in diesem Stadium — stimmen alle in dem Fehlen der Kernhaut und in der unregelmäßigen Gestalt des Zentralkerns überein, der sternförmig ins Zytoplasma ausstrahlt (Taf. I, Fig. 26, 27) und unmerklich in dieses übergeht. Der Kern scheint sehr lange in diesem Zustand zu verharren; die sich bildende Chromatinschleife des Spirems schwebt in dem obersten Teil der Eizelle, der sich chromatisch von dem unteren durch intensive Anfärbbarkeit unterscheidet, aber nicht deutlich abgrenzt (Taf. I, Fig. 29).

8. Austreten von gelöster Kernsubstanz ins Zytoplasma.

Das Auflösen der Kernhaut kann nur die Bedeutung gesteigerten Stoffwechselverkehrs zwischen Kern und Zytoplasma haben, ja, ist vielleicht sogar die Folge dieser chemischen Angleichung, wie es schon Lawson 1903 gelegentlich der Besprechung der Spindelbildung bei gleichzeitigem Verschwinden der Kernhaut und neuerdings William H. Brown 1910 behaupteten. Beide Forscher sind der Auffassung, daß die Kernhaut gelöst wird, wenn das Nukleoplasma innerhalb und außerhalb derselben gleich ist — infolge von Osmose gleich geworden. Lawson formuliert scharf, die Kernhaut entstehe wie der Tonoplast, sei durch die Berührung von Zellsaft und Zytoplasma hervorgerufen und daher mehr als innere Grenzmembran des Zytoplasmas wie als Bestandteil des Nukleus zu deuten.

9. Teilnahme des Zytoplasmas am Befruchtungsvorgang.

Der Umstand, daß der Zentralkern so lange vor seiner Teilung hautlos verharrt und deutlich von seiner Substanz an das Zytoplasma abgibt, läßt uns vermuten, daß ein Stoffwechselaustausch nach beiden Richtungen erfolgt, daß nach neuerlicher Hautbildung auch Bestandteile des Plasmas im Zentralkern eingeschlossen und bei der Teilung sowohl dem Bauchkanal- wie dem Eikern mitgegeben werden. Eben dahin gehen die Beobachtungen von Němec bei der Befruchtung von *Gagea* und William H. Brown's bei der Befruchtung von *Peperomia Sintensii* und es ist wohl erlaubt, die Vermutung auszusprechen, das Zytoplasma spiele bei der Befruchtung eine größere Rolle, als man in der Regel annimmt.

10. Entstehung von Bauchkanal- und Eikern.

Das Asterstadium der Teilung des Zentralkerns habe ich nicht gesehen, wohl aber mehrmals das Diasterstadium. Auch dieses ist ungewöhnlich: es konnte keine Spur von Spindelfasern beobachtet werden (Taf. II, Fig. 34). Berridge und Sandey geben für *Ephedra distachya* amitotische Teilung des Zentralkerns an.

Während des Auseinanderweichens beider Chromosomengruppen umgeben sich die neugebildeten Kerne wieder mit Haut; sie ordnen sich übereinander an (Taf. II, Fig. 31): der eine, am Eingang der Eizelle verharrende, ist der Bauchkanalkern, der andere sinkt in die Anhäufung von dichterem Plasma bis etwa in die Mitte der Zelle und wächst dort rascher als der Schwesterkern: es ist der Eikern.

11. Vorbereitung der beiden Kerne zur Befruchtung: Negative Chromosomen.

Wir sehen nun, wie das Archegon und beide Kerne sich für ihre künftige Aufgabe vorbereiten. Im Halskanal beobachten wir manchmal eine Auflockerung, Degeneration des Plasmas und der Kerne, noch bevor der Pollenschlauch erschienen ist (Taf. II, Fig. 32); der Bauchkanal- sowie der indessen sehr gewachsene Eikern sind von dichtem Plasma umgeben, die Gestalt beider Kerne beginnt sehr unregelmäßig und eckig zu werden und ihr Chromatingehalt ist in unzählige feine Körnchen aufgelöst (Taf. II, Fig. 32).

Diesem Zustand geht ein sonderbares Stadium voraus, das offenbar einen Auflösungsvorgang des chromatischen Gehalts darstellt, ein Zwischenstadium, in welchem die Chromatinsubstanz in Fadenform zwar schon großenteils verschwunden ist, aber die neugebildeten Körnchen noch nicht in den dadurch entstandenen Hohlraum eingewandert sind (Taf. II, Fig. 36 *a*, *b*, *c*). Ähnliche Bilder sieht Nemec als Folgen von Behandlung der Pflanzenteile mit siedendem Wasser und wendet die Bezeichnung »Negative Chromosomen« an. Bei *Ephedra campylopoda* treten solche Zustände regelmäßig als Vorstufe des Körnchenstadiums des Ei- und Bauchkanalkerns auf, sonst aber nie und sind daher nicht als Artefakte zu deuten.

Beide Kerne sind nun zum Empfang der männlichen Gameten vorbereitet.

II. Der männliche Gametophyt.

1. Die Mikrospore.

Die Anlage der Mikrosporen wurde nicht untersucht; doch konnte beobachtet werden, daß die reifen Pollenkörner schon während ihres Aufenthaltes in der Anthere keimen, das heißt eine sterile Prothalliumzelle, Pollenschlauch- und Antheridialzelle entwickeln. Land beobachtete bei *Ephedra trifurca* zwei Prothalliumzellen übereinander an jenem Ende der Mikrospore, welches dem Pollenschlauchkern gegenüber liegt; bei *E. campylopoda* konnte an dieser Stelle nur eine sterile gesehen werden, doch waren ab und zu seitlich von der Antheridialzelle 1 bis 2 kleine Zellen sichtbar, die als Wandzellen gedeutet werden müssen (Taf. II, Fig. 38 *b*). Meist sind alle Zellwände sichtbar — ab und zu wird eine Wand nicht angelegt.

Deutlich sehen wir an Querschnitten (Taf. II, Fig 38 *a*), daß die Exine mit 16 kräftigen Längsrippen versehen ist. Auffälligerweise befindet sich zwischen ihr und der ebenfalls längsgerippten Intine ein Zwischenraum, der entweder mit Luft oder einer nicht anfärbbaren Substanz erfüllt ist.

Relativ häufig wurden Pollenkörner im Ruhezustand in der Pollenkammer der weiblichen Blüte angetroffen, zu einer Zeit, da beide Kerne im Archegonium schon der Befruchtung harrten; sie schienen auf unerklärliche Weise in der Luft zu schweben (Taf. II, Fig. 31). Berridge und Sandey, welche dieselbe Beobachtung machten, deuten dies durch die allmähliche Verdunstung des Bestäubungstropfens, der die an seiner Oberfläche haftenden Körner mit sich in die Tiefe zieht. Bei der von mir geübten Methode der Behandlung mit Alkohol-Eisessig hätte der Pollen ganz auf den Grund der Pollenkammer sinken müssen, wenn der Pollinationstropfen nur aus zuckerhältigem Wasser bestanden hätte; da muß wohl auch eine schleimige, nicht anfärbbare Substanz darin enthalten sein.

2. Der Pollenschlauch.

Das Wachstum des Pollenschlauchs findet durch den Halskanal des Archegoniums statt — einigemale konnten mehrere Schläuche beobachtet werden, die gleichzeitig um die Wette durch den engen Eingang, welchen die Basis der Pollenkammer bildet, den Archegonien zustreben; es werden auch zumeist mehrere Archegonien derselben Blüte befruchtet. In den Schlauch treten der vegetative Kern, sowie die beiden generativen, welche inzwischen durch Teilung der Antheridialzelle entstanden, gleich groß und aus ihrer Zellhaut geschlüpft sind (Taf. II, Fig. 44). Der vegetative Kern wird manchmal von den vordringenden männlichen Gameten überholt.

Wir sehen nun, daß beim Wachstum des Pollenschlauchs keineswegs die Zellen des Halskanals bloß auseinander gedrängt werden, wie es Land beschreibt, sondern es findet eine Auflösung derselben statt. Merkwürdigerweise wird gleichzeitig auch die Pollenschlauchwand hinter dem vorwachsenden Ende gelöst (Taf. II, Fig. 37 und 46), so daß mehrere der kleinen Kerne der Halskanalzellen in den Raum hinter den generativen Kernen treten und mit diesen zugleich durch eine gemeinsame Ursache in die Eizelle gelangen, nämlich wahrscheinlich durch den Turgorüberdruck der Eizelle, welcher als Reiz wirkt. Dies zeigen eine Reihe von Präparaten; nach derselben Richtung deutet wohl auch die Beobachtung von Berridge und Sandey, die bei *Ephedra distachya* beschreiben, daß 5 bis 6 kleine Kerne in der Eizelle nahe dem Ende des Pollenschlauchs gefunden wurden.

Unmittelbar vor dem Anlegen an das Archegonium verbreitert sich das Ende des Pollenschlauchs blasenförmig so lange, bis es sich an das ganze, durch Auflösung des Halskanals bloßgelegte, apikale Ende der Eizelle anlegen kann. In Fig. 34 der Taf. II ist das Anfangsstadium im Auflösungsprozeß der sich berührenden Membranen zu sehen.

Der Eintritt vom Pollenschlauchinhalt scheint mit einiger Heftigkeit zu geschehen; darauf deutet die gestörte Plasmaordnung im oberen Teil der Eizelle (Taf. II, Fig. 33, 46).

III. Doppelte Befruchtung.

1. Der Bauchkanalkern.

Beide Spermakerne treten jetzt in die Eizelle. Bei der apikalen Lage des Bauchkanalkerns ist es nun nicht verwunderlich, daß der eine männliche Gamet von diesem Schwesterkern des Eikerns angezogen wird und mit ihm verschmilzt (Taf. II, Fig. 33, 42). Mißdeutungen sind zum GIück ausgeschlossen, und zwar durch die verschiedene Größe sowie den zytologischen Bau der geschlechtsverschiedenen Kerne. Die männlichen Gameten sind bedeutend kleiner als die weiblichen und während der Chromatingehalt der letzteren in Körnchenform verteilt ist, behält das Chromatin der Spermakerne eine fädige Anordnung. Auffällig ist auch die bedeutend dunklere Anfärbbarkeit der männlichen Kerne. Vermutlich besitzen die Gameten beiderlei Geschlechts die gleiche Menge an chromatischer Substanz; wenn diese nun bei den männlichen Kernen auf ein kleineres Volumen verteilt ist, resultiert daraus — für den Fall, als die Voraussetzung stimmt — eine dunklere Tinktion.

Die Verschmelzung des Bauchkanalkerns mit einem Spermakern konnte mehrmals beobachtet werden. Einmal sah ich außerdem noch mehrere kleine, ganz undifferenzierte und dunkle Kerne an dem weiblichen Kern hängen (Taf. II, Fig. 42). Diese gleichen den Kernen der untersten Halskanalzellen und sind wohl — wie so häufig — mit dem Pollenschlauch ins Innere der Eizelle gelangt.

2. Der Eikern.

Bei der Verschmelzung des zweiten männlichen Kerns mit dem Eikern konnte sein allmähliches Eindringen — eine Spitze voraus — seine stark unterscheidbare chromatische Konstitution und das Übertreten geformter fädiger Chromatinsubstanz sowohl im Innern als auch an der Oberfläche des Eikerns deutlich beobachtet werden (Taf. II, Fig. 33, 35, 43). Auch nach dem völligen Eindringen ist sowohl im Bauchkanalkern als im Eikern die männliche Substanz eine Weile wie ein Fremdkörper

sichtbar (Taf. II, Fig. 40 *a* und *b*). Dies steht in scharfem Gegensatz zu den Beobachtungen von Hutchinson, der bei *Abies balsamea* die männlichen und weiblichen Chromosomen paarweise verschmelzen sieht.

Der Eikern sinkt nun in die Tiefe (Taf. II, Fig. 33) — ob dies eine Folge seines zunehmenden Gewichtes ist, wie ich glaube, oder eine Folge der Heftigkeit, mit welcher der Pollenschlauchinhalt sich in die Eizelle ergoß, wie manche Autoren meinen — kann ich nicht entscheiden.

3. Verschmelzung von Eikern und Deckschichtkern.

In einem Archegon, das keinen Pollenschlauchansatz zeigte, war eine merkwürdige Fusion zu sehen: der Eikern besaß die normale, feinkörnige Verteilung des Chromatins; der ihm aufsitzende Kern zeigte aber nicht die Konstitution noch die Größe eines männlichen Gameten, sondern glich in seiner Beschaffenheit völlig den Deckschichtkernen (Taf. II, Fig. 47); eine Lücke in der Eizellwand weist deutlich auf seine Herkunft. Sicherlich hätte diese Verschmelzung keine Zygote ergeben.

4. Über die Entstehung des Embryos

sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen, doch kann darüber voraussichtlich bald berichtet werden. Es scheint, daß nur der Eikern an der Entwicklung von Proembryonen von längerer Lebensdauer beteiligt ist.

IV. Die modifizierte weibliche Blüte.

1. Ihre morphologische Verschiedenheit von der normalen weiblichen Blüte

ist, wie schon im morphologischen Teil dieser Abhandlung geschildert wurde, ziemlich bedeutend. Das Ovulum ist dicker, runder, die Mikropyle vielfach gewunden und kann sich erst zur Zeit des Höhepunktes der Anthese soweit aus der einschließenden Fruchtschuppe hervorschieben, daß der Bestäubungstropfen zum Vorschein kommen kann — so die Beobachtungen von Wettstein und Knoll. Dem stehen die Angaben von Porsch gegenüber, der auch bei der modifizierten weiblichen Blüte eine lang hervorgestreckte Mikropyle sah; seine Zeichnungen lassen an ihr auch im befreiten Zustand noch die Windungen erkennen, die sie im eingeschlossenen Stadium annehmen mußte. Die Aussteifungen der inneren Mikropylarwand sind sehr kräftig. Die Fruchtschuppe mit ihrer eigentümlichen Einrollung wurde ebenfalls bereits geschildert; sie wird im Wachstum nicht von dem später angelegten Integument überholt, wie dies bei der normalen weiblichen Blüte der Fall ist, sondern sie wächst über dieses hinaus und bildet oben eine Hemmungsvorrichtung, welche die Krümmung der Mikropyle erzwingt. Diese Hülle verholzt weit weniger als die der normalen weiblichen Blüte und bildet nur zwei mechanische Bündel an den Kanten der Berührungsfläche beider Ovula, während die normale weibliche Blüte eine dritte Kante mit mechanischem Bündel auf dem Rücken des Ovulums besitzt.

2. Der Gametophyt.

Die Pollenkammer reicht nicht bis zum Prothallium herunter (Taf. II, Fig. 45). Wahrscheinlich entfällt dadurch für das Archegonium die Notwendigkeit, sich in die Tiefe zu versenken: der Hals ist bedeutend kürzer als bei der normalen weiblichen Blüte; er ist nicht so deutlich in Wand- und Kanalzellen differenziert und viel breiter. Das Archegonium selbst ist runder, die Deckschichtzellen weniger in die Länge gestreckt. Die Einwanderung der Deckschichtkerne innerhalb der Deckschicht und in die Eizelle ist sehr lebhaft. In der Eizelle selbst sehen wir viele, aber nicht so große Vakuolen. Deutlich konnte das Entstehen dieser Vakuolen durch einwandernde und sich auflösende Kernchen beobachtet werden, genau so, wie es Arnoldi beschreibt. Sehr häufig ist auch die Abgabe von Chromatinmasse an das Zytoplasma zu sehen (Taf. II, Fig. 45), und zwar sowohl beim Eikern als bei Deckschichtkernen. Die Möglichkeit eines solchen Vorgangs wurde zeitweise bestritten; demgegenüber stehen

Beobachtungen von H. M. Lyon bei *Selaginella,* M. Louise Nichols bei *Sarracenia,* M. Wilson bei *Muinm hornum,* L. Digby bei *Galtonia caudicans* und schließlich von B. Nemec.

Die Teilung des Zentralkerns wurde nicht gesehen, doch waren einmal strahlige Fasern zwischen beiden, eben entstandenen weiblichen Kernen sichtbar, was auf Karyokinese schließen läßt.

3. Doppelte Befruchtung.

Der Pollenschlauchansatz konnte in mehreren Fällen gesehen werden, ebenso beide Spermakerne in Berührung mit den weiblichen Kernen, überzählige Kerne, die wahrscheinlich der Deckschicht entstammen und schließlich eine Teilungsfigur in der Gegend des Bauchkanalkerns (Taf. II, Fig. 39), die nur als Resultat der doppelten Befruchtung gedeutet werden kann, als Anfang eines vom Bauchkanalkern gebildeten Verschmelzungsproduktes. Aber zur Fruchtbildung scheint es nicht zu kommen; wenigstens wurden Früchte an androgynen Infloreszenzen bis jetzt nicht beobachtet.

4. Ökologische Bedeutung.

Schon Porsch hat darauf hingewiesen, daß diese modifizierte weibliche Blüte an der Spitze der androgynen Infloreszenz dieser als ein Anlockungsmittel für Insekten dient; letzteren wird hier dieselbe zuckerhältige Flüssigkeit dargeboten wie von den rein weiblichen Blüten, wodurch der Besuch beider Infloreszenzen, sowohl der weiblichen wie der androgynen, erfolgt. Durch die sexuelle Unfähigkeit der weiblichen Blüte wird die Xenogamie gesichert.

5. Phylogenetische Bedeutung.

Wettstein hat die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung in dem Sinn beantwortet, daß wir hier einen Weg sehen, wie das Zwittrigwerden der Infloreszenz und hiedurch das Zwittrigwerden der Blüte entstanden sein kann. Er meint, es sei das erste Auftreten der weiblichen Blüte an dieser Stelle ein zufälliges gewesen und sagt: »Ich halte das Auftreten zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei *Ephedra campylopoda* . . . . . für eine progressive, nicht für eine regressive Mutation.«

Voraussetzung für diese Auffassung ist die Annahme, daß diese Gattung ursprünglich diöcisch gewesen und erst sekundär weibliche Blüten auch an der Spitze der männlichen Infloreszenzen entstanden. Wir müssen, um diese Frage zu entscheiden, erst untersuchen, ob die aufgezählten Unterschiede Reduktionserscheinungen sind oder ob wir von einer aufsteigenden Linie sprechen können.

Sichtlich ist die Förderung der vegetativen gegenüber der sexuellen Region: dafür spricht die relative Dicke des Ovulums, das frühzeitig gesteigerte Wachstum der Fruchtschuppe. Hier ist ein wichtiges Moment für unsere Betrachtung: die Mikropylarröhre hat eine Geschichte hinter sich. Wäre die Blüte an dieser Stelle entstanden, hätte sie sicher eine den Verhältnissen besser entsprechende, kürzere Mikropyle ausgebildet. Dies spricht dafür, daß die weibliche Blüte sekundär an einer Stelle aufgetreten sei, für die sie nicht prädestiniert war und die für sie relativ ungünstig ist. Damit hängt auch die im allgemeinen schwächliche Ausbildung des Eikerns zusammen, und wenn wir ab und zu Übergangsformen bis zur Befruchtung und präembryonalen Tätigkeit sehen, so läßt sich dies wieder durch die Auffassung erklären: progressive Mutation.

C. Diskussion.

Der Ausdruck »doppelte Befruchtung« ist für die Verhältnisse bei den *Angiospermen* geprägt worden. Er bedeutet dort, wie bekannt, die eigentümliche Erscheinung, daß von den zwei in den Embryosack tretenden Spermakernen der eine mit dem Eikern verschmelzende den Embryo erzeugt, während der zweite männliche Kern nach Verschmelzung mit dem Polkern die Entstehung eines Nährgewebes, des sekundären Endosperms zur Folge hat. Wenn nun hier der gleiche Ausdruck auf die Vorgänge bei den *Gymnospermen* angewendet wird, so geschieht es, weil diese Bezeichnung sich eingebürgert hat und nicht, weil eine Homologisierung beabsichtigt ist.

Die doppelte Befruchtung ist bei *Gymnospermen,* soweit ich das aus der mir zu Gebote stehenden Literatur entnehmen kann, keine unvermittelt bei *Ephedra campylopoda* einsetzende Tatsache. *Cycadales* und *Gingkoales* sind von dieser Betrachtung ausgeschlossen; Bauchkanalzelle und Halskanalzelle verschleimen gleichzeitig, daher nur der Eikern zur Befruchtung übrig bleibt.

In bezug auf die *Coniferen* kann es wohl als sicher angenommen werden, daß jede Gattung einen Bauchkanalkern besitzt, wenn auch Jäger bei *Taxus* einen solchen nicht erwähnt, Burlingame bei *Araucaria brasiliensis* darüber im Zweifel ist und bei *Torreya taxifolia* von Coulter und Land nur die Teilungsspindel des Zentralkerns beobachtet werden konnte. Nur *Abietaceen* besitzen eine Bauchkanalzelle mit einer trennenden Membran; dem gegenüber muß es mit Vorbehalt aufgenommen werden, wenn Berridge und Sanday bei *Ephedra campylopoda* einmal eine Bauchkanalzelle — wenn auch ohne Membran — gefunden haben; ich konnte in der großen Menge meines Materials bisher nie etwas Ähnliches konstatieren.

Wenn wir nun die Gametophytenentwicklung bei den bis jetzt untersuchten *Gymnospermen* vom Standpunkt der doppelten Befruchtung vergleichend betrachten, so kommen alle jene Fälle nicht in Betracht, wo nur ein ♂ Kern in die Eizelle tritt, der für den Eikern aufgebraucht wird, und wo — offenbar damit im Zusammenhang — der Bauchkanalkern gleich nach seiner Entstehung desorganisiert wird. Dies ist der Fall bei *Sequoia sempervirens* (Lawson), *Libocedrus* (Lawson), *Cryptomeria japonica* (Lawson), *Actinostrobus* (Saxton), *Widdringtonia cupressoides* (Saxton) — man beachte, es sind nur *Cupressaceen.* Nur von einer *Taxacee, Torreya californica,* gibt Robertson das Eintreten von nur einem ♂ Kern an, was im Vergleich mit dem Verhalten aller anderen *Taxaceen* befremdend wirkt.

Unsere Aufmerksamkeit wird erregt, wenn wir vom Eintritt zweier ♂ Gameten in die Eizelle hören, auch wenn der Bauchkanalkern gleich nach seinem Entstehen schwindet. Hiebei erfahren wir nichts vom Schicksal des zweiten ♂ Kerns bei *Torreya taxifolia* (Coulter und Land), *Taxus baccata* (Jäger), *Cephalotaxus drupacea* (Lawson), *Cephalotaxus Fortunei* (Coker), *Phyllocladus alpinus* (Robertson), *Juniperus communis* (Ottley), *Sciadopitys* (Lawson), *Araucaria brasiliensis* (Burlingame), also bei *Taxaceen, Cupressaceen, Cuninghamieen, Araucarieen.* Bei *Agathis* (Eames) hören wir, daß der zweite ♂ Gamet befruchtungsfähig ist — er bricht einmal durch die Deckschicht hindurch in ein zweites Archegon und verschmilzt dort mit dem Eikern!

Ebenso betrachten wir jene Fälle aus der Familie der *Abietaceen* mit gesteigerter Aufmerksamkeit, bei denen die Bauchkanalzelle zwar rasch desorganisiert wird, hingegen das Vorhandensein männlicher Kerne im oberen Teil des Archegons durch längere Zeit beobachtet werden kann; so hören wir bei *Pseudolarix* (Miyake und Yasui) von einem Kern am apikalen Ende der Eizelle, dessen Ursprung und Schicksal nicht weiter verfolgt wurde; wir hören bei *Picea excelsa* (Miyake), daß der zweite männliche Kern durch längere Zeit an derselben Stelle sichtbar ist; wir hören bei *Pinus Strobus* (Ferguson), daß der ganze Pollenschlauch seinen Inhalt in die Eizelle entleert und die Kerne desselben bis zur Bildung des normalen achtzelligen Embryos oben in der Eizelle sichtbar sind.

Hier fragen wir, was die Anwesenheit männlicher Keimzellen an einer Stelle des Archegons bedeuten kann, die jüngst noch von einem jetzt aufgelösten weiblichen Kern eingenommen wurde.

Noch interessanter sind jene *Coniferen,* deren zweiter weiblicher Kern längere Lebensdauer besitzt; hier sehen wir Pflanzen, deren Bauchkanalkern, respektive -zelle nur bis zur Befruchtung erhalten bleibt und keine weitere Zukunft besitzt, obwohl der ganze Pollenschlauchinhalt ins Ei tritt und dort sichtbar ist: bei *Pseudotsuga Douglasii* (Lawson), *Tsuga canadensis* (Murrill), *Tetraclinis articulata* (Saxton) und *Thuja occidentalis* (Land) beobachtet, einmal auch bei *Cephalotaxus Fortunei* (Coker).

Wir sehen also dem Pollenschlauch entstammende Kerne im Bereich des länger erhaltenen Bauchkanalkerns, ohne daß dieser hiedurch Anregung zur Teilung erhält.

Bei *Podocarpus* findet Sinnott oft im oberen Teil des Archegons nach der Befruchtung vermehrte Kernzahl; er meint, wenn auch einige von ihnen vom zweiten ♂ Kern oder vom Bauchkanalkern abstammen, scheine es doch wahrscheinlicher, daß alle Deckschichtkerne sind, denn diese sieht man oft ins Archegonium eindringen, wenn es sich desorganisiert.

Demgegenüber steht eine hochinteressante Beobachtung Coker's bei einer *Podocarpus*-Art; durch einen eigentümlichen Stellungswechsel entgeht der Bauchkanalkern der doppelten Befruchtung — er

verharrt solange seitlich an die Wand des Archegoniums gepreßt, bis die Kopulation des Eikerns vollendet ist, dann verläßt er diese Lage, wächst und teilt sich amitotisch, während der zweite ♂ Kern noch lange oben in der Eizelle persistiert. Das Teilungsprodukt des Bauchkanalkerns hat eine Nährfunktion — wir sehen also gewissermaßen ein Endosperm aus dem Bauchkanalkern ohne Zutun des männlichen Kerns entstehen — wenn nicht, wie ich mir denke, das Vorhandensein männlichen Zytoplasmas in der Umgebung ebenfalls als befruchtender Anreiz zur Teilung genügt und daher dennoch eine Befruchtung stattfand.

Ebenso beobachtet Coker bei *Taxodium distichum*, daß sich der Bauchkanalkern nach der Befruchtung des Eikerns in dessen Nähe begibt und dort amitotisch teilt — auch er kommt dort in die Zone des männlichen Zytoplasmas.

Teilungen des Bauchkanalkerns, welche bis zur Ausbildung von Embryonen führen, sah Land bei *Thuja occidentalis*, spricht sich aber darüber nicht aus, ob ihm dies als Folge eines Befruchtungsvorganges erscheint, während Coker und Chamberlain letzteres für möglich halten. Ebenso hält Chamberlain bei *Pinus Laricio* ausdrücklich eine doppelte Befruchtung für wahrscheinlich, wenn er sie auch nicht gesehen hat, da er bei dieser *Abietacee* den Nukleus der Bauchkanalzelle so groß werden sieht wie den Eikern, weshalb er beide für homolog erklärt.

Waren diese Fälle nur vermutungsweise als doppelte Befruchtung zu bezeichnen, so sehen wir bei der von Hutchinson beschriebenen *Abies balsamea* deutlich die doppelte Kernfusion und hierauf den Embryo, welcher aus der Verschmelzung des Bauchkanalkerns mit einem Spermakern entsteht und dessen zweite Teilung noch beobachtet werden konnte.

Bei *Ephedra trifurca* hat Land den Eintritt beider ♂ Gameten in die Eizelle gesehen, in der sich beide ♀ Sexualzellen übereinander befinden; doch deutet er, meines Erachtens, die gesehenen Bilder nicht richtig, da der größere Kern mit der aufgelösten Chromatinsubstanz — wenn ich nach den Funden bei *Eph. campylopoda* einen Analogieschluß ziehen darf — dem Bauchkanalkern und der zunächstliegende, im Bilde 5 anliegende, kleinere, dunklere Kern dem zweiten Spermakern entspricht; es wären daher in Bild 4 die Buchstaben m_2 und v zu tauschen, in Bild 5 $m_2 = v$, der darunter

♂ K. in der Eizelle	der zweite ♀ K.	am oberen Archegonende beobachtete Kerne	Name der untersuchten Gattungen
1. 1	desorg. rasch	0	*Sequoia, Crytomeria, Libocedrus, Actinostrobus, Widdringtonia: Cupressaceae* *Torreya calif.: Taxaceae*
2. 2	desorg. rasch	0	*Torreya taxif., Taxus, Cephalotaxus, Phyllocladus: Taxaceae* *Juniperus: Cupressaceae* *Sciadopitys, Araucaria, Agathis: Cuninghamieae, Araucarieae*
3. 2	desorg. rasch	1 ♂ K. sichtbar	*Pseudolarix, Picea excelsa: Abieteae*
4. Alle K. d. Pollenschl.	desorg. rasch	alle K. des Pollenschlauches	*Pinus Strobus: Abieteae*
5. Alle K. d. Pollenschl.	bis zur Befr. des Eikerns	♀ K. u. alle K. d. Pollenschlauches	*Tsuga, Pseudotsuga: Abieteae* *Tetractinis, Thuya: Cupressaceae* (Einmal bei *Cephalotaxus Fortunei*): *Taxaceae*
6. 2 K.	bleibt erhalten	mehrere K. unbekannter Herkunft	*Podocarpus*-Arten: *Podocarpeae*
7. 2 K.	bleibt erhalten	1 ♂ K. und amitotisch geteilter Bauchkanalkern	*Podocarpus, Dacrydium: Podocarpeae* *Taxodium: Cupressaceae*
8. 2 K.	bleibt erhalten	ein Fusionsprodukt des Bauchkanalkerns	*Thuja: Cupressaceae* *Abies balsamea, Pinus Laricio (?): Abieteae* *Ephedra trifurca, E. campylopoda: Gnetales.*

liegende kleinere, unbezeichnete Kern = m_2 zu benennen. Dort, bei *Eph. trifurca*, findet Land in späteren Stadien nahe der Spitze des Archegoniums eine Masse sehr kleiner Zellen, die, wie er meint, wahrscheinlich das Produkt des Chromatins des zweiten ♂ Kerns und das von einigen Mantelzellen darstellen; er vergleicht dieses Gewebe physiologisch dem Endosperm der Angiospermen.

Ich bin nun der Meinung, daß wir es hier sowie bei *Ephedra campylopoda* und *Abies balsamea* mit einem Produkt echter doppelter Befruchtung zu tun haben. Überblicken wir das Gesagte, so sehen wir eine lückenlose Reihe von Möglichkeiten im Verhalten der Sexualkerne zu einander. (Siehe Tabelle S. 17.)

Die doppelte Befruchtung hat die Aufgabe, dem jungen Embryo ein Nährgewebe zu liefern.

Fragen wir uns nun, auf welche Art die Ernährung des heranwachsenden Zygotenprodukts bei Gymnospermen stattfindet, die noch nicht doppelte Befruchtung besitzen.

Die unmittelbare Ernährung der Eizelle findet nach Angabe zahlreicher Autoren durch die Deckschicht statt; bei *Cycas* konnte, wie schon erwähnt, Ikeno plasmatische Verbindungsstränge zwischen der Eizelle und ihrer Umgebung nachweisen, die als Haustorien funktionieren und dem Transport gelöster sowie fester Substanzen dienen. Lawson ist meines Wissens der erste, der 1904 in seiner *Cryptomeria*-Untersuchung die Deckschichtzellen für Archegoninitialen erklärt, deren Kerne als abortierte Ei-, Bauchkanal- und Halskerne zu deuten seien. (Letzteres geht nach meiner Auffassung zu weit.) Für die Homologisierung dieser Mantelzellen mit sterilen Eizellen spricht nicht nur das vakuolisierte Plasma, das Aussehen der Kerne, sondern auch ihre Entstehung: ich habe gesehen, daß am apikalen Ende des Prothalliums von *Ephedra* jede Zelle Ei- oder Deckschichtzelle werden kann. Sie umgeben die einzelnen Eizellen ein- bis mehrschichtig oder bilden eine gemeinsame Hülle für eine ganze Gruppe von Archegonien — ausnahmsweise auch bei Ephedra (Taf. II, Fig. 48) — können aber auch unregelmäßig zwischen den Archegonien verteilt sein (*Cryptomeria* und *Sequoia*). Aber das wesentlichste Merkmal, das die Deckschichtzelle als potentielle Eizelle erscheinen läßt, ist die Tendenz zu Kernverschmelzungen. Diese gehen nicht nur im Innern einer Mantelzelle unter Bildung einer strahligen Kinoplasmazone vor sich; sowohl bei *Eph. campylopoda* wie bei *Eph. helvetica* (Jaccard) und bei *Eph. distachya* (Berridge und Sanday) wurde die Einwanderung von Deckschichtkernen in die Eizelle vor und nach der Befruchtung gesehen, wo sie untereinander verschmelzen und dann dem jungen Embryo Nahrung liefern. Der Sexualcharakter der Deckschicht erscheint noch deutlicher, wenn wir hören, daß bei *Ephedra distachya* die meisten dort beobachteten Embryonen der Deckschicht entstammen. Für *Agathis australis* schildert Eames, daß in unbefruchtete Archegonien Deckschichtkerne einwandern und untereinander sowie mit dem Eikern verschmelzen. »A suggestion is perhaps given for parthenogenesis or double fertilization.« Die Beobachtungen, die ich bei *Ephedra campylopoda* häufig bei der modifizierten und in einem Ausnahmsfall bei der normalen weiblichen Blüte gemacht habe, liefern eine Parallele zu obigem Befund.

Diese ernährende Deckschicht kann aber auch fehlen, zum Beispiel bei *Actinostrobus*; hier degenerieren die zahlreichen, nicht befruchteten Archegonien und nehmen den Platz der Deckschicht als ernährende Organe ein.

Wir sehen also, daß der ganze Komplex von Archegonien, sowohl funktionsfähige, eventuell befruchtete, sowie steril gewordene von der einzigen, den Embryo liefernden Eizelle ausgesogen wird. Da ist es nun lehrreich zu sehen, daß jene *Gymnospermen*, bei denen von doppelter Befruchtung keine Rede sein kann, weil nur ein Spermakern in ein Archegonium eindringt, zahlreiche Archegonien anlegen — bei Cycadeen bis zu 200, in Gruppe 1 und 2 obiger Tabelle bis zu 60 — und daß deutlich mit der Reduktion der Zahl der Archegonien, mit der geringeren Nahrungsmenge, welche von außen dem jungen Embryo zur Verfügung steht, die Versuche sich mehren, auf anderem Wege Nahrung ins Innere der Eizelle zuzuführen: wir sehen erst 2 Kerne, dann den ganzen Pollenschlauchinhalt in das Archegonium gelangen, dort den früher rasch desorganisierten Bauchkanalkern nun erhalten bleiben, schließlich sich amitotisch teilen. Wenn endlich die Zahl der Archegonien auf 1 bis 4 gesunken ist, stellen sich auch die Versuche der doppelten Befruchtung ein, die in der nicht mehr so reichlich ernährten Eizelle ein neues Nährgewebe hervorbringen soll. Doch scheint dieses bei den *Gymnospermen* noch nicht ausreichend kräftig, um als alleinige Nahrungsquelle zu dienen: es treten die Deckschichtkerne ins Innere des Archegoniums.

Dies kann aber kein gangbarer Weg für die Entstehung des Embryosackes der Angiospermen sein; die ganze Entwicklungstendenz ist Vereinfachung und die Vorgänge bei *Ephedra* sind hoch komplizierte; da wurde wohl ein anderer Weg eingeschlagen.

Betrachten wir die Entwicklungsversuche im Gametophyten, welche die anderen Gattungen der *Gnetinen*, *Welwitschia* und *Gnetum* machen, so sehen wir in beiden Fällen Reduktion des Archegons und die Möglichkeit für jeden Kern des Prothalliums, zum Eikern zu werden. *Welwitschia* bringt vorerst ein normales Gymnospermenprothallium mit zahlreichen Kernen (1024 wurden gezählt) hervor, dann entsteht Zellwandbildung, aber so, daß jede Abteilung mehrere Kerne enthält. In jedem Septum der unteren Hälfte verschmelzen die Kerne zu einem einzigen; diese Partie dient als Nährgewebe; die apikal liegenden Abteilungen sind vereinfachte, einzellige Archegonien; ein Kern in jedem solchen Archegonium kann als Eikern funktionieren. Der befruchtete Eikern wird zum Embryo und nützt das ganze Gewebe für sein Wachstum aus; eine Endospermbildung durch eine zweite Befruchtung ist nicht nötig: das Endosperm ist schon vorhanden.

Gnetum bedeutet diesem Verhalten gegenüber einen Fortschritt. Nach dem freien Zellkernstadium im Prothallium entsteht nur in der unteren Partie Wandbildung um je einen Kern; in der mikropylaren Hälfte kann jeder Kern als Eikern funktionieren und stellt uns nun das reduzierteste Archegonium vor, das sogar der Zellhaut entbehrt.

Da fragen wir uns nun, ob es wahrscheinlich ist, daß nach dieser Reduktion des Archegoniums auf das Eikernstadium die Angiospermen wieder zu einem vierkernigen Archegonium zurückgekehrt sein können, das verdoppelt in umgekehrter Orientierung den achtkernigen Embryosack der Angiospermen erklären soll, wie es der geistreiche Deutungsversuch von Porsch probiert? Sollten wir nicht vielmehr einige reduzierte, einkernige Archegonien vor uns sehen?

Nicht nur Überlegung führt mich zu dieser Auffassung; auch die Art, wie der Embryosack der *Angiospermen* entsteht, entspricht den Vorgängen bei der Prothalliumbildung der Gymnospermen. Nach der ersten Teilung des Embryosackkernes drängt eine große Vakuole die Tochterkerne an die polaren Enden, wo sie sich sehr rasch abermals teilen; dabei entsteht ein protoplasmatischer Wandbelag, der jenem im primären Endosperm außerordentlich ähnlich ist.

Nehmen wir nun an, Reduktionsvorgänge im Prothallium hätten dahin geführt, daß nur mehr drei synchrone Teilungsschritte gemacht wurden und dadurch 8 Kerne entstanden, ferner daß nicht die mikropylare Region — wie bei *Gnetum* — sondern die zentrale mit 2 Kernen wandlos geblieben, während die anderen 6 Kerne sich mit Zellhaut umgaben und polar anordneten, so ist dies keine prinzipielle Neuerscheinung; auch dies nicht, daß die drei unteren Zellen ernährungsphysiologischen Zwecken dienen, die mittelste der drei oberen Zellen als Eizelle das funktionierende Archegonium darstellt, während die beiden Nachbarzellen, die Synergiden, als sterile Archegonien deutbar sind. Auch die beiden nicht mit Wand versehenen, zentral gelegenen Zellen könnten Archegonien entsprechen; sie verschmelzen miteinander; jetzt sind sie befähigt, durch Fusion mit dem zweiten Spermakern zur Bildung eines kräftigen Nährgewebes angeregt zu werden, wie es nötig ist, da die zur Verfügung stehende Kernsubstanz der Menge nach zu gering ist.

Ich glaube, die Vorstellung, der Embryosack sei ein wenigkerniges Prothallium, bei dem jede Zelle in der oberen Hälfte einem Archegonium entspricht, läßt auch jene Fälle leicht deuten, wo der Embryosack weniger oder mehr Kerne enthält als 8. Diese Vorstellung hat auch den Vorteil, die klaffende Lücke zu schließen, welche die *Angiospermen* von ihren Vorfahren trennt (wer immer diese gewesen!) — eine Lücke, die vorhanden ist, solange wir annehmen, im Embryosack sei das Prothallium der Gymnospermen total verschwunden.

D. Zusammenfassung.

1. *Ephedra campylopoda* besitzt zwei Arten von weiblichen Blüten: *a)* solche, die auf rein weiblichen Sträuchern vorkommen; sie sitzen paarweise an der Spitze von verarmten, razemösen Infloreszenzen, und zwar je eine in der Achsel der beiden obersten Deckblätter, die in dekussierter

Anordnung von noch 2 bis 3 sterilen Brakteenpaaren gefolgt sind; *b)* modifizierte weibliche Blüten, welche androgyne Infloreszenzen abschließen, so daß unterhalb der weiblichen Blüten dekussiert angeordnete männliche Blüten sitzen.

2. In der normalen weiblichen Blüte entsteht nach Anlage des Nuzellus ein, auf der Rhachisseite stärker entwickelter Ringwulst; zwischen diesem und dem Nuzellus bildet sich hierauf das einschichtige Integument, welches rasch heranwächst und oberhalb des Nuzellus sich zu einer langen, geraden zweischichtigen Mikropylarröhre verengt. Durch Förderung der adaxialen Seite wird die Öffnung der Röhre bald von der Spitze auf die Außenseite gedrängt. Der früher angelegte, aber langsamer heranwachsende Ringwulst bildet nun eine dreikantige äußere Hülle um das Ovulum, welche im obersten Teil früh verholzt und durch papillös ausgezogene Zellen sich innig an die Basis der Integumentröhre anlegt; der Rand dieser Hülle ist manchmal schwach gezähnt; in jeder Kante verläuft ein Gefäßbündel.

3. In der modifizierten weiblichen Blüte wird die als Ringwulst angelegte äußere Hülle nicht von dem später entstehenden Integument im Wachstum überholt; diese Hülle zeigt im oberen Teil eine dütenförmige Einrollung und ist gleichzeitig an der Rhachisseite in einen Zipfel ausgezogen, der nach außen heruntergebogen, manchmal ins Innere der Düte gefaltet ist; im letzteren Fall verkleben die Ränder mit dem aufwärts strebenden Teil der Hülle. Durch diese Umbildung wird die Mikropylarröhre zu den sonderbarsten Krümmungen und Faltungen gezwungen; erst unmittelbar vor der Anthese gelingt es ihr, die Hülle entzwei zu zwängen. Der Hülle fehlt die dritte Kante und das zugehörige Gefäßbündel auf dem Rücken des Ovulums.

4. In Bezug auf die Deutung dieser Hülle ergibt sich folgendes: *a)* sie ist kein Fruchtblatt, *b)* sie ist kein Integument, *c)* sie ist kein Perianth, *d)* sie ist eine Bildung sui generis und der actinomorphen Fruchtschuppe der *Taxaceen* homolog, weshalb sie Fruchtschuppe genannt wird; das Deckblatt wird dementsprechend als Deckschuppe bezeichnet.

5. Die Makrosporenmutterzelle entsteht subepidermal; die zwei Teilungsebenen der Reduktionsteilung sind entweder parallel zueinander oder die obere ist um 90° zur unteren gedreht.

6. In der Regel wächst nur die unterste Tetradenzelle zum Prothallium aus; ab und zu findet man mehrere Prothallien angelegt, von denen aber nur eines längere Lebensdauer besitzt.

7. Das Prothallium entsteht durch freie Zellbildung; es entsteht erst ein protoplasmatischer Wandbelag mit Kernen, die sich so rasch teilen, daß sich das Plasma samt den Kernen in Falten ins Innere des Raumes legen muß und diesen dadurch ausfüllt; dann findet Alveolenbildung und Zusammenschluß des Prothalliums statt. Die in der Mediane liegenden Zellen fallen durch ihre Längsstreckung auf und dienen wohl Leitungszwecken.

8. Noch vor dem völligen Zusammenschluß des Prothalliums entsteht in den zwei obersten Zellreihen lebhafte Teilung; die Zellen sind sehr plasmareich und besitzen große Kerne; sie sind untereinander nicht sichtlich differenziert; vermutlich kann jede als Initialzelle eines Archegons funktionieren.

9. Die Zahl der Archegonien ist meist 2 bis 3, in Grenzfällen 1 bis 6.

10. Die Archegonmutterzelle teilt sich durch eine Querwand; die obere Zelle ist die Mutterzelle der Halskanalzellen, die untere ist die Eizelle und besitzt gleitendes Wachstum; dadurch grenzen bald 2 bis 3 Nachbarzellen seitlich an sie, die unter günstigen Umständen selbst zu Archegonien hätten werden können. Aus ihnen entsteht die Deckschicht. Ihre Kerne teilen sich karyokinetisch.

11. Sowie das Prothallium die ersten Zellteilungen aufweist, beginnt in der Mediane des Nuzellus an seinem oberen Ende eine lebhafte Bewegung; die Kerne und das Plasma der zu oberst gelegenen Zellen wandern in die Nachbarzellen; in den entleerten Zellen degenerieren die Zellwände, so daß eine immer größer werdende Höhlung entsteht, die schließlich bis zum Prothallium reicht: die Pollenkammer. Die zweikernig und plasmareich gewordenen Umgebungszellen sind wahrscheinlich die Produktionsstellen für den Bestäubungstropfen.

12. Die Kernwanderung findet nicht nur bei der Bildung der Pollenkammer statt; wir sehen Kerne aus dem Prothallium in die Deckschicht, aus dieser in die Eizelle wandern, was vermutlich

ernährungsphysiologischen Zwecken dient. Im allgemeinen sehen wir ein Zuströmen der Kerne nach dem Ort größten osmotischen Druckes und stärksten Wachstums.

13. Die Deckschichtzellen werden als sterile Archegonien gedeutet. Sie sind 2 bis 3kernig geworden. Die Kerne verschmelzen miteinander inmitten einer dichten, strahligen Kinoplasmazone.

14. Das herangewachsene Archegonium besitzt einen für *Gymnospermen* ungewöhnlich langen Hals mit deutlicher Differenzierung von Wand und Halskanal. Die Eizelle hat ein außerordentlich vakuolisiertes Plasma. Die Bildung von Proteidvakuolen, wie sie Arnoldi beschreibt, konnte bei modifizierten weiblichen Blüten vor der Befruchtung, bei normalen weiblichen Blüten erst nach derselben gesehen werden.

15. Der Kern der Eizelle, vor seiner Teilung Zentralkern genannt, liegt während des Heranwachsens des Archegonimus ans obere Ende der Eizelle gepreßt und ist kugelförmig.

16. Als Vorbereitung zur Teilung des Zentralkerns erscheint uns das Auftreten einer großen Vakuole im Kern, von 2Vakuolen im Nucleolus, eine Ansammlung von dichtem Plasma unterhalb des Zentralkerns, ein Vorwachsen der Eizelle zwischen die untersten Zellen des Halskanals. Nun geht die Kernhaut völlig in Lösung, der Zentralkern strahlt sternförmig ins Zytoplasma aus, gibt offenbar gelöste Kernsubstanz an dieses ab und nimmt wahrscheinlich auf dem Wege des Stoffwechselaustausches Zytoplasmasubstanz auf. Er verharrt sehr lange hautlos.

17. Von den Teilungsstadien des Zentralkerns konnte das Diasterstadium gesehen werden; doch fehlte jede Spur von Spindelfasern.

18. Nach der Teilung umgeben sich die neu entstandenen Kerne wieder mit Haut. Der am oberen Rand der Eizelle verharrende ist der Bauchkanalkern; der zweite, anfangs gleich große aber rasch wachsende, der Eikern, sinkt in die Anhäufung von dichterem Plasma und allmählich — mit Zunahme des letzteren — in die Mitte der Eizelle. Auch der Bauchkanalkern umgibt sich mit dichterem Plasma.

19. Beide Kerne lösen nun ihren Chromatingehalt in zahllose kleine Körnchen auf. Zwischen der Fadenform des Chromatins und dem Körnchenzustand liegt ein Stadium, wo einzelne Chromatinfäden zwar bereits in Lösung gegangen sind, aber die neu entstandenen Körnchen den so entstandenen Hohlraum noch nicht ausfüllten; es wird der von Němec geprägte Ausdruck verwendet: negative Chromosomen.

20. Im Halskanal beobachtet man ab und zu vor dem Erscheinen des Pollenschlauchs eine Auflockerung.

21. Die Mikrosporen teilen sich, während sie noch in der Anthere sind. Außer Pollenschlauchkern und Antheridialzelle wurden eine sterile Prothalliumzelle und 1 bis 2 Wandzellen gesehen. Die Exine besitzt 16 Längsrippen, die Intine ist ebenfalls gerieft und liegt der Intine nicht an. Die Teilung der Antheridialzelle in zwei gleich große, männliche Zellen erfolgt vor, das Ausschlüpfen der Kerne aus den männlichen Zellen nach dem Austreiben des Pollenschlauchs.

22. Der Pollenschlauch wächst durch den Halskanal des Archegoniums, indem er die Zellwände löst. Hinter dem vorwärts strebenden Ende geht auch die Pollenschlauchwand in Lösung, wodurch kleine Kerne der degenerierten Halszellen hinter die beiden generativen Kerne und mit ihnen zugleich in die Eizelle gelangen. Der Pollenschlauch erweitert sich vorne blasenförmig und legt sich breit an das bloßgelegte apikale Ende der Eizelle. Sein Inhalt scheint mit einiger Heftigkeit einzutreten: dafür spricht die gestörte Plasmaordnung im oberen Teil der Eizelle.

23. Nun findet die Kernverschmelzung statt: jeder der beiden männlichen Gameten vereinigt sich mit je einem der beiden weiblichen Kerne, die ihnen an Größe stark überlegen sind. Hiebei konnte das allmähliche Eindringen des Spermakerns in den Eikern, seine stark differenzierte chromatische Beschaffenheit und das Übertreten geformter Chromatinelemente zwischen die in Körnchen aufgelöste chromatische Substanz des weiblichen Kerns beobachtet werden.

24. In einem unbefruchteten Archegon wurde die Verschmelzung des Eikerns mit einem Deckschichtkern gesehen.

25. Die Untersuchungen über die Embryonalentwicklung sind noch nicht abgeschlossen; doch scheint es, daß nur der befruchtete Eikern an der Entstehung von Proembryonen längerer Lebensdauer beteiligt ist.

26. Die modifizierte weibliche Blüte besitzt nicht nur in der vegetativen Region Unterschiede gegenüber der normalen weiblichen Blüte: ihre Pollenkammer reicht nicht bis zum Prothallium; der Hals des Archegons ist kürzer, breiter und nicht so deutlich differenziert; das Archegonium selbst ist runder, die Deckschichtzellen sind nicht so gestreckt, die Einwanderung der Kerne in Deckschicht und Eizelle ist sehr lebhaft; die Vakuolen der Eizelle sind zahlreich, aber sehr klein; deutlich ist die Abgabe von Chromatinmasse der Kerne an das Plasma.

27. Nach der eben erfolgten Teilung des Zentralkerns konnten zwischen Bauchkanal- und Eikern noch strahlige Fasern gesehen werden.

28. Auch in der modifizierten weiblichen Blüte kommt es zur doppelten Befruchtung; hiebei wurden in der Gegend des Bauchkanalkerns, offenbar als Resultat der Befruchtung desselben, Teilungsspindeln und eine entstehende Zellwand gesehen. Samenbildung wurde bei den modifizierten weiblichen Blüten nie beobachtet.

29. Die ökologische Bedeutung der modifizierten weiblichen Blüten liegt nach Porsch darin, daß sie durch dargebotenen Zuckersaft Insekten herbeilocken, welche die androgynen sowie die weiblichen Infloreszenzen in gleichem Maße anfliegen. Durch die sexuelle Unfähigkeit der modifizierten weiblichen Blüte oberhalb der männlichen wird die Xenogamie gesichert.

30. Die Förderung der vegetativen Region gegenüber der sexuellen in der modifizierten weiblichen Blüte im Zusammenhang mit den Hemmungen in der Entfaltung der unverhältnismäßig langen Mikropylarröhre spricht für Wettstein's Auffassung, das Auftreten weiblicher Blüten an der Spitze der ursprünglich männlichen Infloreszenzen sei erst sekundär erfolgt und als progressive Mutation zu deuten.

31. Ein Überblick über die Ergebnisse der Gametophytenforschung im Kreise der *Gymnospermen* führt zu der Überlegung, daß es sich um zunehmende Versuche zur Herbeiführung der doppelten Befruchtung, das heißt der Befruchtung des Bauchkanalkerns und des Eikerns handelt. Doch ergibt die Zygote des ersteren keinen wirklichen Embryo. Offenbar haben wir es nur mit der Tendenz zu tun, Nahrung für den Embryo herbeizuschaffen. Mit der Abnahme der großen Zahl von Archegonien, welche die Ernährung der befruchteten Eizelle besorgen, tritt eine Zunahme der Kernzahl auf, welche durch den Pollenschlauch in die Eizelle gebracht werden.

32. Vergleiche mit den Gametophyten der anderen *Guetales* führen zu der Auffassung, daß in der Reduktion des Archegoniums auf die Einkernigkeit und in der Reduktion des Prothalliums der Weg für die Entstehung des Embryosacks der *Angiospermen* vorgezeichnet sei. Es wird für unwahrscheinlich erklärt, daß bei den *Angiospermen* zwei vierkernige Archegonien den Embryosack zusammensetzen, wie es Porsch in seiner Archegontheorie annimmt; vielmehr wird die Möglichkeit erörtert, daß der Embryosack der *Angiospermen* einem wenigkernigen Prothallium homolog sei, in dessen oberen Hälfte jede Zelle einem Archegon entspricht.

Es drängt mich, an dieser Stelle meinem Lehrer und Chef, Herrn Hofrat Professor Dr. Richard von Wettstein, meine Dankesschuld auszusprechen für die wahrhaft einzige Art, mit der er nicht nur diese, sondern alle meine früheren Untersuchungen in seinem Institute förderte, jeder Ansicht ihre freie Entwicklung gönnte und — ohne direkte Beeinflussung — durch sein stets waches Interesse, das zur Aussprache aufforderte, zur endlichen Klarstellung der schwierigsten Verhältnisse beitrug.

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur.

Arnoldi W.: Zur Morphologie der *Gymnospermen*. IV, Flora, 1900.

Berridge Emily M.: Fertilization in *Ephedra altissima*. Annals of Bot., 1909.

— and Sanday: Oogenesis and Embryogeny in *Ephedra distachya*. New Phytologist, 6., 1907.

— and Mary G. Thoday (Sykes): siehe diese.

Brown William H.: The Exchange of Material between Nucleus and Cytoplasm in *Peperomia Sintensii*. Bot. Gaz., 1910, 1.

Burlingame L. L.: The Morphology of *Araucaria brasiliensis* II. Bot. Gaz., 1904, 2.

Chamberlain Ch. J.: Oogenesis in *Pinus Laricio*. Bot. Gaz., 1899.

— Morphology of *Ceratozamia*. Bot. Gaz., 1912, 1.

— Fertilization in *Gagea*. Bot. Gaz., 1913.

Coker W. C.: Notes on the Gametophytes and Embryo of *Podocarpus*. Bot. Gaz., 1902.

— On the Gametophytes and Embryo of *Taxodium distichum*. Bot. Gaz., 1903.

— Fertilization and Embryogeny of *Cephalotaxus Fortunei*. Bot. Gaz., 1907, 1.

Coulter J. M. and Chamberlain Ch. J.: Morphology of *Gymnosperms*. 1910.

— and Land W. J. G.: Gametophytes and Embryo of *Torreya taxifolia*. Bot. Gaz., 1905.

Digby L.: Observation on »Chromatin Bodies« and their relation to the Nucleolus in *Galtonia candicans* Decsne. Annals of Bot., XXIII., 1909.

Eames A. J.: The Morphology of *Agathis australis*. Annals of Bot., XXVII, 1913.

Ferguson Margaret C.: The Development of the Egg and Fertilization in *Pinus Strobus*. Annals of Bot., XV., 1901.

— Included Cytoplasm in Fertilization. Bot. Gaz., 1913, 2.

Fuji K.: Siehe Stopes.

Hirasé S.: Études sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. The Journal of the College of Science, Tokyo, 1895.

Hutchinson A. H.: The Male Gametophyte of *Abies balsamea*. Bot. Gaz., 1914, 1.

— On the Male Gametophyte of *Picea canadensis*. Bot. Gaz., 1915.

— Fertilization in *Abies balsamea*. Bot. Gaz., 1915, 2.

Ikeno S.: Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. f. wissensch. Bot., XXXII, 1898.

Jaccard P.: Recherches embryologiques sur l'Éphedra helvetica. Lausanne, 1894.

Jäger L.: Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie bei *Taxus baccata*. Flora, 1899.

Jahn E.: 8. Myxomycetenstudien. Deutsche bot. Gesellsch., 1911.

Land W. J. G.: A Morphological Study of *Thuja*. Bot. Gaz., 1902.

— Spermatogenesis and Oogenesis in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., 1904, 2.

— Fertilization and Embryogeny in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., 1907, 2.

— Vegetative Reproduction in an *Ephedra*. Bot. Gaz., 1913, 1.

— and Coulter J. M.: Siehe oben.

Lawson Anstr. A.: On the Relationship of the Nuclear Membrane to the Protoplast. Bot. Gaz., 1903.

— The Gametophytes, Archeg., Fertiliz. and Embryo of *Sequoia sempervirens*. Annals of Bot., 1904.

— The Gametophytes, Fertiliz. and Embryo of *Cryptomeria japonica*. Annals of Bot., 1904.

— The Gametophytes and the Embryo of the *Cupressineae*. Annals of Bot., 1907.

— The Gametophytes, Fertiliz. and Embryo of *Cephalotaxus drupacea*. Annals of Bot., 1907.

— The Gametophytes and Embryo of *Pseudotsuga Douglasii*. Annals of Bot., 1909.

— The Gametophytes and Embryo of *Sciadopitys verticillata*. Annals of Bot., 1910.

Lotsy J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena 1909 u. 1911.

Lyon H. M.: Study of the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella Apus* and *Selaginella Rupestris*. Bot. Gaz., 1901, 2.

Miehe H.: Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, 1901.

Miyake K.: On the Development of the Sexual Organs and Fertilization of *Picea excelsis*. Annals of Bot., XVII., 1903.

— and Yasui K.: On the Gametophytes and Embryo of *Pseudolarix*. Annals of Bot., XXV., 1911.

Murrill H. A.: The Development of the Archeg. and Fertilization in the *Hemlock Spruce*. Annals of Bot., 1900.

— Contribution to the Fertilization and Embryogeny of *Abies Balsamea*. Beihefte Bot. Zentralblatt, 1903.

Němec B.: Über Degeneration der Zellkerne. Bulletin international de l'Académie des Sc. de Bohême, 1910.

— Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. 1910. Berlin, Bornträger.

— Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bulletin international de l'Académie des Sc. de Bohême. 1913.

Nichols M. Louise: The Development of the Pollen of *Sarracenia*. Bot. Gaz., 1908.

Ottley A.: The Development of the Gametophytes and Fertiliz. in *Juniperus communis* and *Junip. virginiana*. Bot. Gaz., 1909.

Porsch O.: Über einige neuere phylogenetisch bemerkenswerte Ergebnisse der Gametophytenforschung der Gymnospermen. Wien 1907, Naturwissensch. Verein.

— Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena, 1907.

— *Ephedra campylopoda* C. A. Mey., eine entomophile Gymnosperme. Berlin, 1910, Bornträger.

— Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey. Berichte der Deutschen Bot. Gesellsch., 34., 1916.

Robertson A.: Spore Formation in *Torreya californica*. The New Phytologist. 1904.

Robertson A.: The Sexual Organs and Fertilization in *Torreya californica*. The New Phytol., 1904.
— Some Points in the Morphology of *Phyllocladus alpinus* Hook. Annals of Bot., XX., 1906.
Saxton W. T.: Contributions to the Life-History of *Widdringtonia cupressoides*. Bot. Gaz., 1910, 1.
— Contributions to the Life-History of *Actinostrobus pyramidalis* Miqu. Annals of Bot., 1913.
— Contributions to the Life-History of *Tetraclinis articulata*. Annals of Bot., 1913.
Sigrianski A.: Quelques observations sur *l'Ephedra helvelica* Mey., 1913, Université de Genève, Laboratoire de Bot., 8me série. 10me fascicule.
Sinnott E. W.: The Morphology of the Reproductive Structures in the *Podocarpineae*. Annals of Bot., 1913.
Stapf O.: Die Arten der Gattung *Ephedra*. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. Wien. LVI. Bd. 1889.
Stopes Mary C. and K. Fujii. The Nutritive Relation of the surrounding tissues to the Archeg. in *Gymnosperms*. Beihefte z. Bot. Zentralblatt, Bd. XX., H. 1.
Strasburger E.: Die *Coniferen* und die *Gnelaceen*. Jena, Dabis, 1872.
Thoday Mary G. (Sykes) and Berridge E.: The Anatomy and Morphology of the Inflorescences and Flowers of *Ephedra*, Annals of Bot., XXVI, 1912.
Thompson W. P.: The Anatomy and Relationship of the *Gnetales*. I. The Genus *Ephedra*. Annals of Bot., XXVI., 1912.
Wettstein R. v.: Handbuch der system. Botanik. 2. Auflage.
— Über das Vorkommen zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei *Ephedra*, 1907, Wien, Festschrift des Naturwissensch. Vereins.
Wilson M.: On Spore Formation and Nuclear Division in *Mnium hornum*. Annals of Bot., XXIII, 1909.
Winkler H.: Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. 7. Über Parthenogenesis bei *Wickstroemia indica*. Ann. jard. bot. Buitenzorg. Bd. XX (V) 1906.
— Über experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl. Zeitschr. f. Bot., Jahrg. Nr. 7/8.
Yasui K. und Miyake K.: Siehe oben.

Figurenerklärung.

NB.: Vom Usus abweichend, sind die Figuren auf den Tafeln fortlaufend numeriert worden, während deren Erklärungen nach sachlichen Gründen geordnet sind.

In sämtlichen Figuren bedeutet: *A* = Antheridium, *Bk* = Bauchkanalkern, *Dk* = Deckschichtkern, *Dz* = Deckschichtzelle, *Ex* = Exine, *Ek* = Eikern, Ez_1 = Eizelle des 1. Archegoniums, Ez_2 = Eizelle des 2. Archegoniums, *Hk* = Halskanal, *Hw* = Halswand, *I* = Integument, *In* = Intine, *N* = Nuzellus, *P* = Pollenkorn, *Po* = Pollenkammer, *Pr* = Prothallium, *Ps* = Pollenschlauch, *Sp* = Spermakern, *St* = Stielzelle, *Zk* = Zentralkern.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenprisma von Leitz, das dem Okular 2 entspricht, mit dem 20 *mm* weit ausgezogenen Tubus (mit Ausnahme von Fig. 26 und 45) gezeichnet; bei Fig. 2 und 43 wurde C. Reichert's homogene Immersion $^1/_{18}$, Apert. 1·35, bei allen übrigen das Objektiv *E* von Zeiß verwendet.

Tafel I, Fig. 1 bis 30.

Fig. 2. Längsschnitt durch den jungen Nuzellus; Makrosporenmutterzelle in Reduktionsteilung: Sinapsis. (Immersion.)
Fig. 1. Längsschnitt durch den jungen Nuzellus; die Makrosporenmutterzelle hat die heterotypische Teilung eben vollendet.
Fig. 3. Längsschnitt durch den jungen Nuzellus; die Tetrade gebildet, alle Teilungsebenen parallel.
Fig. 8. Längsschnitt durch den jungen Nuzellus; die unterste der vier Makrosporen entwickelt sich weiter, die oberen drei sind bereits desorganisiert, die oberste Teilungsebene um 90° zur unteren gedreht.
Fig. 7, 9, 6. Längsschnitte, aufeinander folgende Stadien der Prothalliumentwicklung mit freier Zellbildung, bei 9 und 6 Faltung des Plasmas; die Makrosporenwand ist zerrissen, die umgebenden Prothalliumzellen werden verbraucht und zerdrückt.
Fig. 17. Junges Prothallium im Querschnitt.
Fig. 14. Längsschnitt durch junges Prothallium mit Alveolenbildung.
Fig. 11. Übersichtsbild: junger Nuzellus mit eben sich schließendem Prothallium; die Pollenkammer bildet sich; die dunkel angelegte Zellschicht im Prothallium ist die Gegend der Archegonentstehung.
Fig. 15. *a)* Längsschnitt durch ein junges Prothallium, die zwei obersten Zellschichten in Teilung, links oben eine Kernspindel; *b)* der nächste Schnitt der Serie enthält noch zwei Chromosomen der Kernspindel in 15 *a)*.
Fig. 16. Teilungsfiguren in den zwei obersten Zellagen des Prothalliums; keine Differenzierung der Archegoninitialen.
Fig. 12. *a)* und *b)*. Zwei aufeinander folgende Schnitte einer Serie: die Chromosomenzahl im Gametophyten ist 6.
Fig. 13. *a)* und *b)*. Zwei aufeinander folgende Schnitte in derselben Serie wie Fig. 12: die Chromosomenzahl im Sporophyten ist 12.
Fig. 22. Junges Archegonium, Eizelle mit großem Zentralkern, ihre darüber liegende Schwesterzelle ist die Initiale der Halskanalzellen; die umgebenden Zellen werden zur Halswand und zur Deckschicht.

Fig. 23. Heranwachsendes Archegon, Eizelle mit großem Zentralkern, die obere der beiden Halskanalzellen in Querteilung, die Kerne der Halswandzellen und Deckschichtzellen in Karyokinese.
Fig. 20. Kern einer Deckschichtzelle in Karyokinese.
Fig. 4, 5, 10. Kernwanderung im Nuzellus bei der Bildung der Pollenkammer.
Fig. 25. Entstehung der Pollenkammer: die Wände der entleerten Nuzelluszellen lösen sich auf.
Fig. 24. Junges Archegonium; Einwanderung von Kernen aus dem Prothallium in die Deckschichtzellen und innerhalb dieser.
Fig. 28. Kernwanderung aus dem Prothallium in die Deckschicht.
Fig. 19. Einwanderung von zwei Kernen der Deckschichtzellen in die Eizelle.
Fig. 21. Reifer Zentralkern, von Haut umgeben, mit Nucleolus, Lininfäden und Prochromosomen.
Fig. 30. Veränderung im Zentralkern vor der Teilung: Kern mit einer Vakuole, Nucleolus mit zwei Vakuolen, der Kern wird eckig.
Fig. 18, 26, 27. Der Zentralkern hat seine Haut aufgelöst, strahlt sternförmig ins Zytoplasma; in Fig. 26 Beginn der Ansammlung von dichterem Plasma unter dem Zentralkern; in Fig. 18 Beginn der Auflösung des Halskanals.
Fig. 29. Zentralkern ohne Haut, Spiremstadium.

Tafel II, Fig. 31 bis 48.

Fig. 31. Übersichtsbild von zwei reifen Archegonien; in der Pollenkammer ein Pollenkorn; in beiden Archegonien an der Spitze der Eizelle der Bauchkanalkern; der Eikern in die Mitte der Zelle gesunken, unterhalb desselben dichteres Plasma.
Fig. 32. Archegonium unmittelbar vor der Befruchtung: Halskanal in Auflockerung begriffen, Bauchkanal- und Eikern haben ihre Chromatinmasse in zahllose Körnchen aufgelöst; die Kerne der Deckschichtzellen in Verschmelzung begriffen.
Fig. 36. *a)* und *b)*. Eikerne im Stadium der negativen Chromosomen;
c) Bauchkanalkern im Stadium der negativen Chromosomen.
Fig. 38. Pollenkorn, *a)* im Quer-, *b)* im Längsschnitt.
Fig. 44. Pollenschlauch, in der Pollenkammer dem Boden derselben zuwachsend; der Pollenschlauchkern ist von einem der beiden gleich großen Spermakerne überholt.
Fig. 37. Pollenschlauch, durch den Halskanal wachsend; dabei werden die Zellwände der Halskanalzellen aufgelöst, ebenso die Pollenschlauchwand hinter dem vorwachsenden Ende, wodurch desorganisierte Kerne in den Pollenschlauch gelangen.
Fig. 46. Dasselbe.
Fig. 34. Blasenförmig aufgetriebenes Pollenschlauchende mit den drei Kernen; der Zentralkern der Eizelle eben in Teilung begriffen; Auflösung der sich berührenden Membranen.
Fig. 33. Doppelte Befruchtung: Verschmelzung der beiden weiblichen Sexualkerne mit je einem Spermakern; dem Bauchkanalkern sitzt er erst auf, in den Eikern dringt er eben ein; oben der Pollenschlauchansatz mit einem desorganisierten Kern; (aus 2 Schnitten derselben Serie kombiniert).
Fig. 35. *a), b), c)* und *d)*. Serienbilder, das Eindringen des Spermakerns in den Eikern zeigend; in *c)* sieht man den Übertritt von fädigem Chromatin aus dem männlichen in den größeren weiblichen Sexualkern.
Fig. 43. Übertritt von fädigem Chromatin aus dem Spermakern auf den Eikern. (Immersion.)
Fig. 40. *a)* Eikern mit Resten des Spermakerns im Innern.
b) Bauchkanalkern mit Resten des Spermakerns im Innern.
Fig. 41. Doppelte Befruchtung: Verschmelzung des Eikerns; die Verschmelzung des Bauchkanalkerns, der in dieser Schnittebene nur angeschnitten, zeigt Fig. 42.
Fig. 42. Außer dem Spermakern hängen noch drei vegetative am Bauchkanalkern; es sind wahrscheinlich desorganisierte Halskanalkerne.
Fig. 48. Zwei Archegonien mit gemeinsamem Hals, ohne Deckschicht dazwischen.
Fig. 47. Ein Archegonium ohne Pollenschlauch, also unbefruchtet, in dem ein Deckschichtkern mit dem Eikern verschmilzt; in diesem Schnitt ist vom Eikern nur die strahlige Kinoplasmazone zu sehen; auch andere Deckschichtkerne sind in die Eizelle gelangt oder bereiten ihren Eintritt vor.
Fig. 45. Modifizierte weibliche Blüte: Archegon mit Zentralkern, der eben den Nucleolus ausstoßt.
Fig. 39. Modifizierte weibliche Blüte nach der Befruchtung: lebhafte Spindelbildung in der Gegend des Bauchkanalkerns; Anlage einer Zellwand. (Nach einem Präparat von Porsch.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 243
Methode 244
Beschreibung 244

A. Morphologie:

1. Beschreibung der normalen weiblichen Blüte 244
2. Entwicklungsgeschichte der normalen weiblichen Blüte 245
3. Beschreibung der modifizierten weiblichen Blüte 246
4. Kritische Betrachtung der üblichen Deutungen 248
5. Teratologisches 249
6. Deutung 249

B. Befruchtungvorgang:

I. Der weibliche Gametophyt:

1. Die Tetrade 249
2. Das Prothallium 249
3. Das Archegonium 250
4. Entstehung der Pollenkammer durch Kernwanderung im Nuzellus 251
5. Kernwanderung im Prothallium und im Archegonium 251
6. Der Zentralkern im Ruhezustand 252
7. Auflösung der Kernhaut 253
8. Austreten von gelöster Kernsubstanz ins Zytoplasma 253
9. Teilnahme des Zytoplasmas am Befruchtungsvorgang 253
10. Entstehung von Bauchkanal- und Eikern 254
11. Vorbereitung der beiden Kerne zur Befruchtung: Negative Chromosomen 254

II. Der männliche Gametophyt:

1. Die Mikrospore 254
2. Der Pollenschlauch 255

III. Doppelte Befruchtung:

1. Der Bauchkanalkern 255
2. Der Eikern 255
3. Verschmelzung von Eikern und Deckschichtkern 256
4. Über die Entstehung des Embryos 256

IV. Die modifizierte weibliche Blüte:

1. Ihre morphologische Verschiedenheit von der normalen weiblichen Blüte 256
2. Der Gametophyt 256
3. Doppelte Befruchtung 257
4. Ökologische Bedeutung 257
5. Phylogenetische Bedeutung 257

C. Diskussion 257
D. Zusammenfassung 261

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur 265
Figurenerklärung 266